



**МИНИСТЕРСТВО ВЫСШЕГО И СРЕДНЕГО СПЕЦИАЛЬНОГО ОБРАЗОВАНИЯ
РЕСПУБЛИКИ УЗБЕКИСТАН
САМАРКАНДСКИЙ ГОСУДАРСТВЕННЫЙ УНИВЕРСИТЕТ**

На правах рукописи

УДК 599.325.591.4

КАРАБАЕВА ЗАРИНА БАХОДЫРОВНА

**«МОРФО-ФИЗИОЛОГИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ ОРГАНОВ ПИЩЕВАРЕНИЯ
КРОЛИКОВ, В ЗАВИСИМОСТИ ОТ ВОЗРАСТА»**

Специальность: 5А420105 – Физиология человека и животных.

МАГИСТРСКАЯ ДИССЕРТАЦИЯ

на соискание академической степени магистра по физиологии

Работа рассмотрена и допущена к защите

И.О. заведующего кафедры:

доц. Бозоров Б.М. _____

Научный руководитель:

проф. Ражамуродов З.Т. _____

САМАРКАНД – 2012г

Содержание

Введение.....	3
1. ОБЗОР ЛИТЕРАТУРЫ	
1.1 Взаимосвязь морфогенеза пищеварительной системы, потребления и использования кормов.....	5
1.2 Пищеварение в ротовой полости и желудке кроликов.....	8
1.3 Пищеварение в тонком отделе кишечника.....	11
1.4 Пищеварение в толстом отделе кишечника.....	13
1.5 Копрофагия как особенность питания кроликов.....	20
2. МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА ИССЛЕДОВАНИЙ	
2.1 Объекты исследований и условия постановки опытов.....	24
2.2 Методики исследований.....	35
3. РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЙ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ	
3.1 Особенности потребления кормов в зависимости от их биохимического состава и возраста кроликов.....	42
3.2 Морфологическое развитие органов пищеварения в онтогенезе как определяющий фактор эффективности симбионтного пищеварения.....	50
ЗАКЛЮЧЕНИЕ.....	57
ВЫВОДЫ.....	62
РЕКОМЕНДАЦИИ.....	63
СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ.....	64

ВВЕДЕНИЕ

Актуальность темы: Совершенствование существующих систем нормированного кормления животных остается в числе наиболее приоритетных задач, стоящих перед наукой и практикой. Накопленные в этой области знания диктуют необходимость перехода к прогнозу и контролю полноценности питания животных на уровне обменных процессов, происходящих в желудочно-кишечном тракте [21].

Основой для совершенствования и разработки новых систем кормления являются детальные исследования закономерностей симбионтного гидролиза различных нутриентов, эффективности синтетической деятельности микрофлоры пищеварительного тракта, количественного и качественного состава всасывающихся конечных продуктов переваривания на всех уровнях развития [56].

Благодаря высокой плодовитости, энергии роста, относительной простоте кормления и содержания кролик является ценным хозяйственным животным. Это также удобный объект в лабораторной (иммунологические, фармакологические, токсикологические исследования) и научной практике (изучение проблем нейрогуморальной регуляции, пищеварения и т.д.).

Кроличье мясо имеет превосходные вкусовые качества, малую жирность и диетические свойства [14].

Для обеспечения интенсивного роста и высокой продуктивности в рационы этих животных приходится включать дорогостоящие концентраты [52].

Уже сама многочисленность и разноплановость исследований в области кормления кроликов свидетельствуют о том, что зоотехническими мероприятиями, без учета особенностей физиологии пищеварения, невозможно достичь желаемого потенциала продуктивности этих животных.

Несмотря на очевидную значимость вопроса, закономерности физиологии возрастного пищеварения у кроликов изучены далеко не в полной мере. Неизвестно, какие механизмы лежат в основе микробного гидролиза клетчатки, недостаточно исследован видовой состав микрофлоры слепой кишки, ее роль в обеспечении животных белком и витаминами, а полученные результаты зачастую носят противоречивый характер [38].

Цель и задачи исследований: Целью исследований являлось изучение влияния различных рационов на морфо-физиологическое строение органов пищеварения у кроликов различных возрастов. Исследования были направлены на решение следующих основных задач:

- усовершенствовать и применить в экспериментах ряд физиологических методов для изучения процессов пищеварения у кроликов;
- определить основные закономерности потребления кормов, в зависимости от возраста и условий кормления;
- оценить физиологические возможности кроликов по перевариванию нутриентов различных кормов и рационов в различном возрасте;
- интенсивность роста и развития органов пищеварения в разном возрасте.

Научная новизна. В условиях Самаркандской области впервые изучены влияния различных уровней кормления на рост и развития органов пищеварения в различные возрастные периоды развития.

Предмет и объект исследования. Предметом исследования являлись органы пищеварения и живая масса. Объектам исследования были кролики разного возраста, породы советская шиншилла.

1. ОБЗОР ЛИТЕРАТУРЫ

Решающее значение в обеспечении продуктивности сельскохозяйственных животных играют вопросы кормления. Являясь типичными фитофагами, кролики приспособлены к использованию большего количества грубых растительных кормов, чем другие сельскохозяйственные животные, традиционно выращиваемые для получения мясной продукции [17].

Особенность переваривания растительной пищи у кроликов состоит в том, что симбионтные процессы у них, в отличие от жвачных, происходят, главным образом, в толстом отделе кишечника. В этом отношении кролик представляет собой характерную модель животных с кишечным типом микробной ферментации [81].

1.1 Взаимосвязь морфогенеза пищеварительной системы, потребления и использования кормов

К органам пищеварения кролика относятся: ротовая полость, глотка, пищевод, желудок, тонкий и толстый отделы кишечника, а также железы, расположенные вне пищеварительной трубы, в частности слюнные, поджелудочная железа и печень [64].

В ротовой полости располагается язык. Нижняя поверхность его гладкая, а верхняя покрыта различными мелкими сосочками, которые помогают удерживать корм. Между сосочками находятся вкусовые луковицы, с помощью которых кролик определяет качество корма. Язык участвует в пережевывании корма, подпихивая его под зубы [24].

Среди зубов кролика — их у взрослых животных 28 — нет клыков. Резцы у кроликов растут постоянно и самозатачиваются. Резцы служат для захватывания, срезания и грызения корма.

Коренные зубы служат животным для перетирания корма. На 21—22-й день жизни крольчонка молочные зубы заменяются на постоянные [92].

В конце ротовой полости находится глотка, передняя часть которой связана с трахеей, а задняя — с пищеводом

Желудок кролика однокамерный, но в нем обычно выделяют два отдела: фундальный, или слепой мешок, и антральный, или пилорический. В слизистой желудка располагаются железы, которые выделяют желудочный сок.

Пилорический отдел желудка переходит в двенадцатиперстную кишку; диаметр ее 0,8—1 см, а длина 40—60 см. Двенадцатиперстная кишка переходит в тощую, на их границе в кишечник открывается проток поджелудочной железы [17].

Самая длинная из тонкого отдела тощая кишка — 200—225 см — свернута в петли (их насчитывается до 16), а самая короткая — около 35 см — подвздошная кишка — отличается у кролика прямым ходом. В слизистой тощей и подвздошной кишок находятся лимфатические узлы.

В слизистой оболочке тонких кишок располагаются кишечные железы, которых особенно много в двенадцатиперстной кишке. Железы эти выделяют кишечный сок [23].

Толстый кишечник разделяется на слепую кишку с аппендиксом, ободочную, предпрямую и прямую кишки.

По данным Ю.А. Калугина, полученным на 12 кроликах породы советская шиншилла в возрасте 100 дней средней живой массой 2,73 кг, длина большой ободочной кишки равна 13,7 см, малой ободочной — 26,6 см, масса их с содержимым соответственно равна 15,8 и 18 г, а без содержимого — 7,9 и 9,2 г [62].

Малая ободочная кишка переходит в предпрямую длиной 65—70 см, а та, в свою очередь, — в прямую, длина которой около 33 см.

В конце прямой кишки по ее бокам расположены небольшие парные анальные железы, которые выделяют секрет, придающий своеобразный запах кроличьему калу [87].

В связи с переходом на кормление кроликов гранулированными кормами развитие органов их пищеварения было основательно изучено в возрастном аспекте. Животных забивали в день рождения и на 15, 30, 45, 60, 100 и 135-е сутки жизни. Средняя масса животных составила соответственно 55, 169, 458, 850, 1945, 3132 и 3924 г. Крольчат отнимали от матерей в 45-дневном возрасте. Органы пищеварения взвешивали вместе с содержимым. Весь желудочно-кишечный тракт разделили на 3 отдела: передний (язык, пищевод, желудок), средний (печень, тонкий кишечник с поджелудочной железой) и задний (толстый кишечник). Согласно полученным данным, у новорожденных крольчат наиболее сильно развит средний отдел, причем основная часть его массы приходится на долю печени (74%, или 42,5% общей массы органов пищеварения). Это объясняется тем, что у новорожденных крольчат печень выполняет основную барьерную функцию. У однодневных крольчат относительно крупным является язык; на его долю приходится около 7% массы всех органов пищеварения, что связано с его активной работой во время сосания крольчонком матери. И во все последующие возрастные периоды, кроме 45—60-дневного возраста, средний отдел органов пищеварения у кроликов по сравнению с другими отделами развит относительно лучше [52].

Задний отдел органов пищеварения у новорожденных крольчат развит слабо и в ранний период их жизни играет в процессах пищеварения незначительную роль. Бурное развитие этого отдела начинается с переходом крольчат на растительный корм (на 18—24-й день жизни), и к 45—60-дневному возрасту доля его в общей массе органов пищеварения достигает 42%, а затем она несколько снижается [24].

Доля среднего отдела не бывает ниже 30%, что свидетельствует о его исключительной роли в пищеварении и обмене веществ вообще.

Наиболее интенсивно органы пищеварения у кроликов развиваются до 45-дневного возраста, когда на их долю приходится около 30% массы тела. В приросте живой массы кроликов с 15-го по 45-й день на долю органов пищеварения с содержимым приходится около 34%, тогда как с 45-го по 60-й день - 22%, а с 60-го по 100-й день - 12%.

Доля органов пищеварения с содержимым в общей живой массе кроликов становится максимальной (30,2%) на 45-й день жизни (на долю слепой кишки приходится 8,9%).

Длина желудка у кроликов достигает 9,7 см, высота его в узком месте 3,5 см, а наибольшая высота слепого мешка желудка 7,2 см. Длина тонкого кишечника превышает длину толстого почти в 2 раза, а во время молочного питания — более чем в 2 раза.

У однодневных крольчат кишечник превышает длину тела в 7,3 раза, а у 100-дневных — в 12,2 раза [43].

1.2 Пищеварение в ротовой полости и желудке кроликов

В ротовой полости происходит первичное измельчение пищи с помощью зубного аппарата. От степени предварительного измельчения зависит дальнейшая редукция частиц, поскольку лизис целлюлозы осуществляется преимущественно на поверхностях разломов, лишенных кутикулы [24].

Помимо пережевывания пищи, в ротовой полости, она подвергается предварительной ферментации с помощью энзимов слюнных желез.

Слюнные железы кролика представлены 4 парными железами - подъязычными, подчелюстными, околоушными и окологлазными, а также отдельными мелкими железами, расположенными на слизистой щек и языка [54].

Слюнные железы кролика секретируют постоянно. В спокойном состоянии выделяется около 1-2 мл слюны в час.

Около 30% общего белка слюны приходится на фермент амилазу, осуществляющую гидролиз крахмала до декстринов и мальтозы (Калугин Ю.А., 1980). Кроме того, высокую активность в слюне кролика демонстрируют рибо- и дезоксирибонуклеазы, продуцируемые, главным образом, околоушными железами [86].

Если учесть, что при копрофагии в пищеварительный тракт кролика поступает значительное количество микробной массы, значение этих ферментов представляется весьма существенным.

После предварительной обработки пищи в ротовой полости, она поступает в желудок.

Желудок кролика по своей массе составляет приблизительно 15 % от всего пищеварительного тракта. Время задержания в нем пищи по разным данным колеблется от 3 до 6 часов. При этом жидкая фракция и относительно мелкие пищевые частицы эвакуируются раньше более крупных частиц.

Желудок кроликов простой железистый, имеет подковообразную форму и по своей конфигурации скорее напоминает желудок смешанного типа.

Поступивший в желудок корм не сразу пропитывается кислым желудочным соком. В течение некоторого времени переваривание его осуществляется под действием ферментов слюны, собственных энзимов (автолиз), а также ферментов, привносимых в желудок с цекотрофами [27].

Желудочный сок у кролика секретирует постоянно, поскольку этот орган никогда не опорожняется полностью. Даже при длительном голодании в нем обязательно присутствуют цекотрофы. Наиболее интенсивно желудочный сок отделяется утром с 8 до 11ч — 8 мл, меньше всего ночью - 2,3 мл.

При кормлении животных количество выделяемого сока и его пепсинная активность увеличиваются [41].

Главный фермент желудочного сока - пепсин, выделяющийся в просвет желудка в неактивном состоянии — в виде пепсиногена. Пепсиноген

активизируется соляной кислотой, при этом от него отщепляется полипептидный фрагмент [26].

Секреция клеток желудка изменяется в ходе онтогенеза. Так, на четвертой неделе жизни в районе большой кривизны желудка желудочные железы перестают продуцировать мукоиды и в возрасте 12 недель почти полностью замещаются на пепсиногенные железы.

Соляная кислота как компонент желудочного сока не только принимает участие в активации пепсина, но и вызывает набухание и частичную мацерацию труднопереваримых субстратов.

С возрастом кроликов кислотность и пепсическая активность желудочного сока изменяются [102].

Кроме того, по данным Калугина Ю.А. (1980) кролик постоянно выделяет в спокойном состоянии 1-2 мл слюны в час с рН около 8.5. Снижению кислотности желудочного сока способствуют и буферные свойства пищи.

В некоторых исследованиях высказывалось мнение, что желудок кроликов благодаря копрофагии заселяется бактериями, способствующими расщеплению клетчатки, и по характеру биохимических процессов подобен рубцу жвачных [64].

Вместе с тем, физиологические исследования показывают, что копрофагия накладывает существенный отпечаток на процессы желудочного пищеварения.

Лишение копрофагии приводило к тому, что в обоих отделах желудка активность пепсина была приблизительно одинаковой.

Показатель рН содержимого фундального и кардиально-пилорического отделов желудка до копрофагии были равны 2,0 и 1,9. С момента потребления мягкого кала величина рН в кардиально-пилорической части повысилась до 3,2-3,5, а затем снизилась до 2,3; в то время как в фундальной части повысилась до 4,2-4,6 и оставалась в указанных пределах в течение 2 часов [74].

1.3 Пищеварение в тонком отделе кишечника

Важнейшая роль в процессе пищеварения принадлежит микроорганизмам- симбионтам, населяющим преджелудки. Благодаря их деятельности, содержимое рубца имеет более широкий набор ферментов, чем химус тонкого кишечника и способно расщеплять практически все известные пищевые компоненты [36].

Тонкий кишечник кроликов — самый длинный отдел. На него приходится 60 % общей длины кишечника, в то время как на ободочную кишку — 30 %, а на слепую всего 10 %. Ворсинки двенадцатиперстной кишки представляют собой широкие волнообразно изогнутые и плотно расположенные пластинки, на поверхности которых заметны вертикальные бороздки. В каудальном направлении ворсинки сужаются и принимают конусообразную форму [96].

В двенадцатиперстной кишке неглубокие крипты содержат много бокаловидных клеток, которые часто встречаются и среди эпителиоцитов, покрывающих ворсинки. Высота ворсинок, относительно небольшая в начальной части, быстро увеличивается и остается стабильной на всем протяжении кишечника, за исключением самых каудальных его частей.

В тощей кишке ворсинки благодаря поперечным перетяжкам приобретают на срезе фестончатые очертания.

Ведущим продуцентом ферментов, поступающих в тонкий кишечник, является поджелудочная железа [46].

К главным кишечным ферментам относятся энтерокиназа, лейцинаминопептидаза, аминотрипептидаза, дипептидаза, катепсины, щелочная и кислая фосфатазы, инвертаза, лактаза и амилаза. Они попадают в просвет кишечника с кишечным соком и со слущенным эпителием и осуществляют полостное пищеварение [28].

Однако значение полостного пищеварения существенно изменяется с возрастом кроликов. Так, у 4-6 дневных крольчат полостное пищеварение

почти в 5 раз ниже, чем у 24-26 дневного молодняка, однако, гидролиз крахмала у них осуществляется даже несколько более эффективно [120].

У подсосных крольчат активность трипсина в стенке кишечника в 10 раз, а химотрипсина — в 2-3 раза выше, чем у взрослых животных. Эти данные свидетельствуют в пользу преобладания пристеночного пищеварения у молодых животных [39].

Именно в щеточной кайме и гликокаликсе происходит заключительный гидролиз до мономеров, их связывание со слизистой оболочкой и последующий переход в клетку. Значительный вклад в понимание механизмов этого процесса внесло учение А.М. Уголева о мембранном пищеварении.

Всасывание образующихся мономеров происходит в форме активного переноса. Во всяком случае, в отношении глюкозы это можно считать доказанным [4].

Тощая кишка — самый длинный участок тонкого кишечника, однако время прохождения пищевых масс через нее составляет всего 10-20 минут, в то время как в подвздошной кишке пищевые массы задерживаются на 30-60 минут.

Таким образом, в дистальном участке тонкого кишечника, казалось бы, должны создаваться условия для бурного развития микрофлоры. Этому способствует слабощелочная реакция среды, более длительная задержка химуса и низкая активность эндогенных ферментов. Однако этого не происходит, концентрация ЛЖК на этом участке не превышает 0,9 мМ/г. [8].

В связи с развитием электронной микроскопии и тонких физиологических методик в 60-е годы прошлого столетия была открыта новая сторона деятельности желудка и тонкого кишечника - гормональная. В антральной области желудка и в двенадцатиперстной кишке у лабораторных животных были обнаружены новые типы клеток, не идентифицируемые методами световой микроскопии [65].

Согласно А.М. Уголеву, в ответ на поступление пищи в желудок слизистая его антральной части выделяет гастрин, стимулирующий секрецию желудочного сока с малым количеством пепсина и высоким содержанием кислоты. Существование другого гормона, выделенного из слизистой тонкого кишечника, - энтерогастрона - не считается вполне доказанным, так как он не был получен в чистом виде, но физиологическое действие фактора, соответствующего энтерогастрону, заключается в торможении кислой желудочной секреции [35].

Главный эффект желудочно-кишечного гормона секретина заключается в стимуляции секреции жидкой части панкреатического сока. Кроме того, секретин тормозит выделение гастрина и, соответственно, продуцирование соляной кислоты в желудке, но усиливает пепсическую активность. Холецистокинин, продуцируемый слизистой двенадцатиперстной кишки, вызывает сокращение желчного пузыря.

К настоящему времени известно около 20 гормонов и субстанций, выделенных из слизистой желудка и кишечника и оказывающих регуляторное действие на секрецию пищеварительных соков [16].

1.4 Пищеварение в толстом отделе кишечника

Толстый отдел кишечника состоит из объемистой слепой кишки, в которой может содержаться до 40 % химуса всего пищеварительного тракта и ободочной кишки [43]

Слепая кишка представляет собой орган оливково-бурого цвета. На ее поверхности четко выделяются перетяжки, которым с внутренней стороны соответствует спиральная складка, глубоко вдающаяся в просвет кишки. Заканчивается слепая кишка червеобразным отростком — аппендиксом, представляющим собой лимфоидное образование. В области слияния подвздош-

ной и слепой кишки расположен еще один лимфоидный орган — дивертикул, имеющий округлую форму.

В слепой кишке хорошо развита мускульная оболочка, особенно ее круговой слой. Слизистая образует неглубокие, редко расположенные крипты, разделенные широкими соединительнотканными перегородками, насыщенными лимфоидными элементами [112].

Крипты состоят из однородных цилиндрических эпителиоцитов, среди которых встречаются бокаловидные клетки, сконцентрированные главным образом в основаниях крипт. Бокаловидные клетки и всасывающая каемка эпителиоцитов показывают положительную реакцию на кислые и нейтральные МПС [101].

В аппендиксе имеется заполненная химусом полость в 4-5 раз превышающая толщину его стенки. Головки лимфоидных узлов не соприкасаются с химусом, поскольку закрыты окружающими их ячейками и сообщаются с просветом лишь узким протоком. Через эпителий головок наблюдается выделение лимфоцитов [25].

Содержимое толстого кишечника обладает гидролитическим действием по отношению почти ко всем составляющим пищи. Однако значение отдельных ферментов химуса в преобразовании питательных веществ в этом отделе пищеварительного тракта далеко не равноценно.

Другой источник ферментов химуса — кишечный сок. Секреты слепой кишки проявляют некоторую амило-, липолитическую и сахаразную активность [15].

Микроорганизмы начинают заселять пищеварительный «тракт кроликов с первых дней их самостоятельной жизни. У большинства однодневных крольчат в кишечнике уже обнаруживаются лактобациллы, кокки и бактериоды, а их общее количество может составлять 15 тысяч клеток в-1 мл химуса [5].

В молочный период, несмотря на воздействие антимикробных факторов молока и факторов, вырабатываемых в желудке сосущих крольчат, наблюдается быстрый рост численности бактерий, которая уже к концу первой недели жизни молодняка приближается к 1 млрд. [81].

При этом в составе микрофлоры обнаруживаются стафилококк и спорообразующие аэробы. У крольчат месячного возраста, по данным литературы количество симбионтов в химусе слепой кишки почти достигает характерного для взрослых животных уровня.

Ранее считалось, что молодые крольчата, получают микроорганизмы, при поедании цекотрофов матери. Однако последующие исследования опровергли это мнение. Заселение специфической, микрофлорой происходило и при предотвращении копрофагии, правда, более медленными темпами. В настоящее время предполагается, что инокуляция происходит уже в половых путях самки [55].

Высокая бактериальная обсемененность химуса слепой кишки (свыше 36 млрд. клеток в 1 г), постоянная температура, оптимальная концентрация водородных ионов (рН 5,8-7,1), буферные свойства, содержимого, поддерживаемые экскрецией дивертикула, аппендикса, постоянное поступление пищи эвакуация продуктов метаболизма способствуют этому.

По данным Вильямса с сотрудниками (1961) аппендикс в сутки выделяет около 40 мл сока, дивертикул — 22 мл. Их рН составляет 8,1-9,4 и нейтрализует кислые продукты брожения. Кроме того с соками этих лимфоидных образований в слепую кишку поступает большое количество лимфоцитов очевидно поддерживающих нормальный состав симбиоценоза.

По мнению Синельникова в дивертикуле за 1 минуту выделяется, около 55 тыс. лимфоцитов, из аппендикса - от 600 до 900 тыс. Аналогичную функцию, по всей видимости, выполняет и сок слепой кишки, содержащий лейкоциты [45].

Глюкоза, образуемая в результате гидролиза, представляет для бактерий источник энергии, которая высвобождается при ее гликолизе.

Ключевым моментом процесса, общим для всех живых организмов, является этап фосфорилирования с образованием пировиноградной кислоты и АТФ. Акцептором водорода в этой реакции служит НАД, нуждающийся в последующем окислении для продолжения метаболизма [31].

Однако у анаэробов, каковыми являются подавляющее число бактерий слепой кишки, НАД-Н не может быть окислен через систему переноса электронов кислородом в качестве конечного акцептора. Содержание же НАД в микробных клетках ограничено [61].

В этих условиях дальнейшее преобразование пировиноградной кислоты возможно только в направлениях, обеспечивающих регенерацию НАД за счет окислительно-восстановительного механизма, включающего либо сам пируват, либо его производные [58].

Подобной биохимической трансформации подвергаются также продукты дезагрегации протеинов — аминокислоты, после их дезаминирования и жирные кислоты.

Конечные продукты брожения входят в состав экстрагируемых из химуса слепой кишки летучих жирных кислот в следующем соотношении: ацетат - 60,7-83,6%, бутират - 10,6-25,4%, пропионат - 6,8-13,9% [97].

Образовавшиеся ЛЖК всасываются в оттекающую кровь и вовлекаются в метаболизм [111]

Неоглюкогенез имеет место уже в процессе резорбции кислот стенкой пищеварительного канала, но наиболее активно осуществляется клетками печени [119].

Бутират в основном используется в толстом кишечнике и является фактором роста слизистой ободочной кишки. Ацетат усваивается главным образом в печени, где происходит липо - и холестериногенез.

Из характерных особенностей ферментации в слепой кишке следует отметить преобладание образования ацетата из водорода и углекислого газа (так называемый восстановительный ацетогенезис) наблюдающийся уже у крольчат, находящихся на смешанном питании. Только с возрастом этот процесс частично замещается образованием метана. До 30-суточного возраста метаногенез фиксируется лишь у отдельных особей и в незначительном объеме. Подобный тип ферментации прямо противоположен тому, что наблюдается, при рубцовом пищеварении [59].

Химсостав химуса слепой кишки довольно стабилен и даже содержание животных, на диете из, какого-либо одного корма (зерно, сено, зеленая масса) не приводит к резким его изменениям.

Количественные показатели симбионтных процессов в слепой кишке зависят от ее объема, который существенным образом изменяется с возрастом кроликов [117].

Инициатором развития слепой кишки выступает преимущественно клетчатка — единственный компонент корма, почти не подвергающийся перевариванию в вышележащих отделах пищеварительного тракта, поэтому интенсивный морфогенез ее начинается при увеличении в составе потребляемой пищи доли кормов растительного происхождения [29].

Снижение уровня клетчатки в рационе сопровождается уменьшением ее уровня и уровня сырого протеина в слепой кишке, в то время как концентрация крахмала остается низкой (приблизительно 1,5 %). При этом наблюдаются также изменения слизистой слепой кишки и сглаживание ворсинок ободочной кишки. Большинство авторов не сообщает ни о каких существенных изменениях в концентрации конечных продуктов брожения (аммиак, ЛЖК) и рН фактора [24].

При очень низких уровнях клетчатки (ниже 10 %), эффективность ее переваривания была выше за счет увеличения времени пребывания в слепой кишке [14].

Помимо клетчатки в слепую кишку поступают и другие нутриенты не полностью гидролизуемые в тонком кишечнике. Так, сообщается, что в дистальных участках подвздошной кишки концентрация непереваренного крахмала достигает 8,8 % от сухого вещества [23].

Этот крахмал представляет собой легкодоступный субстрат для микроорганизмов, увеличивает плотность микробной популяции и, вероятно, предотвращает различные дисфункции [103].

В настоящее время некоторые научно-производственные объединения рекомендуют в качестве пробиотиков, повышающих иммунитет человека высокоамилозный крахмал, инулин, пектины, которые не подвергаются перевариванию и беспрепятственно достигают толстого кишечника.

Целлюлозолитические бактерии гидролизуют целлюлозу и, как правило, гемицеллюлозу и пектин. Этот процесс осуществляется при непосредственном контакте с субстратом. Кроме целлюлозы, бактерии слепой кишки гидролизуют также белки и легкопереваримые углеводы [31].

В экскретах лимфоидных образований содержится большое количество лимфоцитов. Исследованиями Синельникова с сотрудниками установлено, что лимфоциты играют существенную роль в распределении различных микроорганизмов по ходу кишечника [26].

В дальнейшем было показано, что лимфоциты при разрушении выделяют лейкины, избирательно влияющие на микрофлору и регулирующие ее состав [57].

В плане родового и видового состава микроорганизмов-симбионтов слепой кишки в литературе имеются существенные разногласия. Так, по одним данным, кишечная микрофлора кроликов представлена преимущественно грамположительными бактериями-аэробами типа *Bacillus subtilis*. Вероятно, эти авторы использовали методы восстановления сред не достаточные для культивирования факультативных анаэробов [68].

В других исследованиях сообщается, что преобладающими микробами в слепой кишке является *Streptococcus*. Наконец, некоторые исследователи обнаруживают в цекальной флоре большое количество представителей рода *Lactobacillus* [98].

Несмотря на возможное присутствие в симбиозе простейших, главенствующая роль в ферментации пищи и синтезе белка принадлежит бактериям.

Дрожжи, стрептококки, энтеробактерии и стафилококки обнаруживаются в значительно меньшем числе [28].

Численность целлюлозолитических бактерий сравнительно невелика. Из слепой кишки кроликов выделяется большее количество микроорганизмов способных расщеплять гемицеллюлозу и пектин, чем целлюлозу [57].

Эти данные полностью согласуются с переваримостью отдельных фракций клетчатки у кроликов [63].

Разумов и Геймберг (1962) установили, что в лимфоидных фолликулах аппендикса и дивертикула развиваются бактерии рода *Bacteroides*. С увеличением размера колоний протоплазма синцития вокруг микробов все больше уплотняется, насыщается белково-полисахаридными структурами и проявляет ярко положительную реакцию на присутствие кислых и щелочных фосфатаз.

Из разновидностей, способных утилизировать мочевины выделены *S1. coccoides*, *Peptostreptococcus productus* и *minor*, *Peptococcus magnum*, *Fusobacterium russii*.

У молодых кроликов в желудочно-кишечном тракте преобладают *streptococci* и *enterobacteria* [77].

К сожалению, данные по видовому составу микрофлоры в литературе весьма скудны, обычно приводится лишь материал по количественному соотношению указанных выше родов бактерий.

Между тем, именно видовые особенности определяют интенсивность симбионтной ферментации, соотношение метаболитов и количество

микробильного белка влияют на эффективность усвоения кормов и, в конечном счете, на пищевую специализацию животных [109].

Считается, что культурально можно выделить лишь 15-20% от общей численности кишечной флоры. Существенным недостатком культурных методов является также значительная вариабельность получаемых данных.

Увеличение численности микроорганизмов при повышении содержания клетчатки а также данные, свидетельствующие в пользу конкурентных взаимоотношений между бактериями; ферментирующими различные субстраты делают это предположение не вполне убедительным.

Подытоживая сказанное необходимо отметить, что недостаточно исследован видовой состав симбиоценоза слепой кишки кроликов, а данные по его ферментативной и общей метаболической активности отрывочны и не позволяют составить представление о характере пищеварительных процессов в зависимости от возраста животных, времени суток, состава рациона.

Количественные же показатели как ферментативной, так и синтетической активности кишечного биоценоза, остаются пока практически неизученными.

1.5 Копрофагия как особенность питания кроликов

Копрофагия представляет собой нормальный физиологический акт, характерный для зайцеобразных и некоторых других животных — голых землекопов, мешчатого гофера, шиншиллы, нутрии бобра [99].

При копрофагии поедается эвакуат слепой кишки. Впервые копрофагия у кроликов описана Моро С. (1882). В дальнейшем цекотрофы были зарегистрированы в желудке. Эден А. (1940) обнаружил, что мягкие фекалии богаты микробным протеином (около 30%).

Как выяснилось, цекотрофы поедаются кроликами непосредственно из ануса. Если этого не произошло, то они теряют пищевую привлекательность и игнорируются животными, что дает возможность исследовать процессы цекотрофии способами, препятствующими поеданию мягких фекалий в момент образования [3].

Большинство исследователей считает, что важнейшая роль копрофагии заключается в обеспечении животных микробным белком [105].

Около 50% азота в цекотрофах бактериального происхождения. Считается, что при копрофагии удовлетворяется 12 - 24 % потребности животных в азоте. Однако некоторые исследователи считают, что вклад микробного азота в протеиновое питание кроликов весьма незначителен [17].

Микробный азот, поступивший в пищеварительный тракт, должен быть переварен с помощью протеаз и нуклеаз. По данным Наумовой Е.И. (1981) грызуны и зайцеобразные, как и жвачные животные, синтезируют в большом количестве панкреатические протеазы, расщепляющие белки бактериальных клеток. По Дегтяреву В.П. (1974) активность протеаз в кишечнике кроликов даже выше, чем у жвачных животных [5].

Благодаря копрофагии кролики обеспечиваются также некоторыми витаминами, поскольку микроорганизмы продуцируют витамины группы В и К. В мягких фекалиях по сравнению с твердыми уровень ниацина и рибофлавина выше в 3-4 раза, пантотеновой кислоты — в 6 раз, витамина В₂ — в 2-3 раза [56].

Еще одно значение копрофагии состоит в накоплении в мягких фекалиях зольных элементов. В основном это гидрокарбонаты калия и натрия. Количество сырой золы в мягких фекалиях значительно выше, чем в других отделах ЖКТ [84].

Поскольку натрий является лимитирующим компонентом для всех растительных млекопитающих, то поедание мягких фекалий представляет собой компенсаторный механизм, сохраняющий этот элемент.

Доказано также, что цекотрофы содержат микробные гидролазы, в том числе, фибролитические. Видимо они остаются активны в среде желудка и тонкого кишечника, по крайней мере, только этим можно объяснить некоторую степень деградации клетчатки в данных отделах пищеварительного тракта [120].

Состав мягких фекалий при кормлении кроликов полнорационным гранулированным комбикормом обстоятельно изучен. В расчете на сухое вещество в них содержится 30-33% сырого протеина, 2,3-2,4% сырого жира, около 17% сырой клетчатки, 38-40% БЭВ и 9-10% зольных элементов.

По данным зарубежных исследований содержание нейтрально-детергентной клетчатки в химусе слепой кишки значительно выше и составляет 27,7 - 36,1% от сухого вещества, крахмала - 0,9 до 1,6% [4].

Лишение кроликов копрофагии увеличивает скорость прохождения корма по пищеварительному тракту и снижает переваримость питательных веществ

На рационах с малым содержанием протеина и небогатых энергией продукция цекотрофов заметно возрастает [88].

Значение копрофагии однако не исчерпывается изложенным. Благодаря копрофагии в желудок и тонкий кишечник поступают микроорганизмы и бактериальные ферменты, расширяющие диапазон деполимеризуемых в этих органах субстратов [38].

Копрофагия увеличивает длительность пребывания пищи в желудочно-кишечном тракте и способствует лучшему всасыванию питательных компонентов. Лишение кроликов копрофагии снижает гематологические показатели и переваримость питательных веществ.

После перехода крольчат на самостоятельное питание присутствие крольчихи-матери оказывает стимулирующее воздействие на их развитие. Показано, что при содержании с самкой до трех месяцев крольчата карликовых кроликов набирают массу тела быстрее, чем контрольные (без матери). В ходе наблюдений получено подтверждение того факта, что крольчата активно контактируют с цекотрофами матери, и они могут попадать в пищеварительный тракт детенышей, хотя непосредственной копрофагии мягких фекалий самки не наблюдали [94].

Из цекотрофов лактирующей крольчихи был выделен штамм EгЛего-соссиз ГаесаНэ, проявивший пробиотические свойства. При опытным введении живых микробных клеток в рацион крольчат на 28 % увеличилась масса их тела по сравнению с контрольными животными, на 60% - недельные привесы. [6].

Таким образом, особенности выделения цекотрофов, их химсостав и, соответственно, количество поступающих при копрофагии нутриентов достаточно полно изучены. Однако приводимые в литературе материалы получены преимущественно при кормлении кроликов гранулированными полнорационными смесями и не всегда сопровождаются данными по потреблению и переваримости кормов [2].

Не полностью выяснен вопрос каков вклад микробного белка, потребляемого при копрофагии в протеиновое питание кроликов, и какова, в конечном счете, переваримость нутриентов, входящих в состав мягких фекалий [62].

2. МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА ИССЛЕДОВАНИЙ

2.1 Объекты исследований и условия постановки опытов

Исследование по изучению влияния различного содержания кроликов на рост и развитие органов желудочно-кишечного тракта, а также на процессы переваривания кормов производилось в научно-производственных и физиологических опытах на интактных животных породы советская шиншилла, проведенных в 2011-2012 г.г. в условиях домашнего кролиководческого хозяйства.

Опыты по определению количества потребленных кормов и их переваримости проводились на интактных кроликах методом групп и периодов на подопытных кроликов в осенне-зимний периоды года. Содержание животных – клеточное и гнездовое. Клетки находились в закрытом деревянном помещении. Температура в опытные периоды составляла 18-29°C. Кормление двукратное - в 8 и 20 часов.

Возрастные особенности потребления и переваримости кормов изучены в опыте, проведенном методом периодов на 3 крольчатах-аналогах из двух пометов, взятых от самок с одинаковой молочностью.

С момента выхода крольчат из гнезда проводились наблюдения за тем, в какой очередности и в каком объеме они поедают растительные корма. При отъеме молодняка от самки в 45-суточном возрасте стал возможен количественный учет поедаемости кормов.

Животные при проведении опытов по изучению возрастных особенностей пищеварения получали общепринятый по структуре и сбалансированный по основным питательным веществам и энергии (в соответствии с нормами, разработанными во ВНИИПЗиК) рацион (табл. 2.1.1).

Фото – 2.1.1. Питание кроликов специально подобранным кормом.



Фото – 2.1.2. Условия содержания подопытных кроликов.



Таблица 2.1.1 - Состав и питательность рационов для кроликов различного
возраста

Показатели	Возраст, сутки				Взрослые
	45	60	90	120	
Корма					
Концентраты, г	30	54	93	108	80
Сено, г	25	45	77	89	90
Морковь, г	50	90	155	180	120
Свекла, г	30	54	93	108	70
В них содержится:					
кормовых единиц, г	55	100	172	200	156
обменной энергии, МДж	0,57	1,10	1,80	2,10	1,62
сухого вещества, г	55,0	101,5	174,6	203,0	162,4
сырого протеина, г	10,0	18,1	31,6	36,2	29,9
переваримого протеина, г	7,9	14,8	24,1	27,0	21,5
сырой клетчатки, г	7,9	14,3	26,2	30,5	27,6



Фото. 2.1.3 Содержание и кормление кроликов

Рацион молодняка имел следующую структуру (в процентах по питательности): концентратная смесь - 66, сено — 19, морковь - 10, свекла кормовая — 5. Структура рациона оставалась неизменной на протяжении опыта по изучению возрастных особенностей пищеварения. Количество задаваемых кормов соответствовало нормам, принятым для различных возрастных групп. В рационах взрослых кроликов с целью нормирования содержания сырой клетчатки доля сена была несколько увеличена (до 25 % по питательности).

Для установления возрастных особенностей пищеварения в слепой кишке были убиты 2 особи молодняка 45- и 60-суточного возраста и взрослых самок. Отбор проб химуса производился тотчас после обескровливания и вскрытия брюшной полости. Химус слепой кишки после полного извлечения тщательно перемешивался и доставлялся в лабораторию. Ввиду его значительной вязкости, все последующие анализы проводились с натуральным химусом весовым методом. В химусе определялось содержание сухого вещества, концентрация водородных ионов, общего азота и ЛЖК, а также численность, качественный состав и целлюлозолитическая активность микроорганизмов.

Особенности потребления кормов и переваримости питательных веществ в зависимости от уровня клетчатки в рационе изучались на 2 группах крольчат 60-суточного возраста и 2 группах взрослых холостых крольчих. Группы комплектовались животными-аналогами по возрасту, живой массе, полу и происхождению. В рационах первых опытных групп содержание клетчатки было на 10 % выше нормы, вторых - на 20 % выше. Контролем в опыте служили животные соответствующих возрастов, находившиеся на типовых рационах. Увеличение уровня клетчатки в рационе достигалось изменением соотношения в нем концентратов и сена. Рационы составлялись с учетом поедаемости отдельных кормов животными, чтобы истинное содержание клетчатки в фактически съеденном корме отвечало задачам опыта.

Для определения показателей пищеварения в слепой кишке в зависимости от содержания клетчатки в рационе, все животные после опытов (через 5 суток) были убиты. Способ отбора проб и определяемые в химусе показатели были аналогичны предыдущей серии исследований.

Поедаемость и переваримость отдельных кормов при монопитании изучалась на 5 взрослых животных при свободном доступе к корму. В качестве кормов использовалось зерно овса, трава луговая и сено луговое.

Очередность поедания различных кормов рациона фиксировалась в ходе наблюдений, при одновременном предоставлении животным кормов на выбор.

Скорость и порядок прохождения корма по желудочно-кишечному тракту исследовали с использованием твердых инертных маркеров методом периодов на 5 крольчатах-аналогах 45-, 60- и 90-суточного возраста, находившихся на зимнем типовом рационе. Регистрировалось время появления первых окрашенных частиц в фекалиях и общая продолжительность выведения маркеров из желудочно-кишечного тракта до полной их эвакуации.

Отсчет временных интервалов производился с того момента, когда маркированный корм начинал поедаться животными.

В одной из серий исследований для маркировки кормов - концентратной смеси и сена нами был применен 5% водный раствор основного фуксина, хорошо прокрашивающий зерновые чешуи и поверхность злаковых соломин. К сожалению, данный метод, удобный для экспресс - определения скорости прохождения первых порций корма, не позволяет оценить общую продолжительность пребывания маркера в пищеварительном тракте.

Водорастворимый фуксин при длительной задержке в пищеварительном тракте окрашивает смежные, немаркированные частицы корма, со временем окраска бледнеет, а затем становится и вовсе неразличимой. Кроме того, фуксин не пригоден для маркировки корнеплодов и свежей травы.

Для устранения этого препятствия в дальнейших опытах применялся твердый инертный маркер - частички цветной пластиковой пленки, разрезанной ножницами на мелкие (от 3 до 0,25 мм в длину) фрагменты.

Скорость прохождения корма изучалась также на 2 взрослых кроликах-аналогах с хронической фистулой слепой кишки в условиях вивария. Опыт проводился методом периодов. В первом периоде животные получали типовой зимний рацион, во втором — зерно овса в качестве единственного

корма, в третьем - сено луговое и в четвертом — траву луговую. Продолжительность предварительного периода между сериями опыта составляла 18 суток. В это время животные получали те же корма, которые в дальнейшем использовались в опыте. Кормление осуществлялось дважды - в 7 и 19 ч.

В предварительных наблюдениях было установлено, что для точной фиксации времени первого появления окрашенных частиц в слепой кишке отбор проб содержимого этого органа необходимо осуществлять по возможности чаще, по меньшей мере через каждые 20 мин, что существенно искажает результаты эксперимента. Поэтому подопытные животные были разбиты на 3 группы, отбор проб в которых производили в повторяющейся последовательности, позволившей увеличить фактический интервал этой процедуры у одних и тех же особей до 1,5 ч.

Спустя 10 ч после кормления маркированной пищей, когда в слепой кишке надолго устанавливается стабильно высокое содержание маркеров, пробы отбирали с интервалом 120 мин - фактически через 6 ч в соответствии с выбранной схемой опыта. Кроме того, эксперименты проводили в 3 этапа. Вначале изучали очередность поступления первых маркеров в слепую кишку и скорость увеличения их концентрации в содержимом вплоть до достижения максимальных значений. Затем, после полной эвакуации их из пищеварительного тракта, маркированную пищу скармливали вновь, с целью определения длительности пребывания основной массы корма в слепой кишке. И, наконец, регистрировали интенсивность и продолжительность выведения маркеров с фекалиями.

Маркер (мелкие кусочки цветной пластиковой пленки) в количестве 5 г перемешивался с 20 г корма, что обеспечивало полное поедание маркированной пищи в течение 15-20 мин. Для лучшего его прилипания к корму, корнеплоды предварительно измельчались, а концентраты, трава и сено обрабатывались мелассой.

Продолжительность периода прохождения маркера через пищеварительный тракт определялась с момента начала поедания маркированного корма до момента появления его в слепой кишке и фекалиях.

Корма смешанного рациона маркировались в опыте поочередно. Маркер вводился с одним из кормов, и только после полной эвакуации его из пищеварительного тракта маркировался другой вид корма. Скорость прохождения кормов определялась как при утреннем, так и при вечернем кормлении.

Для определения содержания маркеров в слепой кишке через равные промежутки времени производился отбор проб содержимого этого органа. Химус отбирался в количестве 3 г и для лучшей визуализации маркеров отмывался на почвенных ситах. Полученные пробы высушивались до постоянной массы, взвешивались на аналитических весах с точностью до 0,001 г, обрабатывались дихлорэтаном до полного растворения пластиковых кусочков и вновь взвешивались.

Общее количество маркеров в слепой кишке устанавливалось расчетным путем, исходя из их содержания в пробе и того, что масса содержимого этого органа у кроликов - величина относительно постоянная.

Степень измельчения корма зубами у молодняка изучалась на 4-х группах крольчат-аналогов 30-, 45-, 60- и 90-суточного возраста, по 1 животных в каждой.

Все подопытные крольчата (в том числе, 30-суточные, находившиеся под самкой) получали зимний типовой рацион. Кормление осуществлялось дважды в сутки - в 7 и 19 часов.

Содержимое желудка освобождалось от цекотрофов и отмывалось на почвенных ситах с размером ячеек 1; 0,5 и 0,25 мм. Фракции высушивались и взвешивались на аналитических весах.

Полученные данные в пределах каждой возрастной группы усреднялись по животным, убитым в различное время и подвергались статистической обработке.

Для определения степени измельчения корма зубным аппаратом и последующей деградации частиц в желудочно-кишечном тракте взрослых животных были проведены опыты на кроликах-аналогах, разбитых на группы.

Первая группа (контроль) находилась на типовом рационе. Вторая, третья и четвертая группы получали в качестве единственного корма соответственно зерно (овес), траву луговую и сено луговое.

Сбор фекалий и не съеденных кормов осуществлялся в течение пяти суток, определялось их общее количество, и отбирались средние пробы.

Фракционирование проводилось путем отмывания на почвенных ситах с тем же размером ячеек, что и для молодняка. Сепарировались содержимое желудка, освобожденное от цекотрофов, химус слепой кишки и фекалии.

Фракции высушивались, взвешивались, и количество частиц разного размера выражалось в процентах от сухого вещества, а для содержимого желудка и фекалий приводилось к абсолютным величинам с учетом массы съеденного корма и выделенных фекалий.

Полученные данные в пределах каждой группы усреднялись по животным, убитым в различное время и подвергались статистической обработке.

Для изучения особенностей пищеварения в желудке нами были оперированы 2 взрослых кроликов на предмет наложения хронической фистулы желудка. Опыты проводились в условиях вивария. Животные находились на зимнем типовом рационе, включающем концентратную смесь, сено луговое и корнеплоды. Кормление производилось дважды в сутки: в 7 и 19 часов.

Цекотрофы, скапливающиеся в вершине свода желудка, сохраняют целостность оболочек, а рН их содержимого, по меньшей мере, в течение 3 ча-

сов остается в пределах 5,8-6,1, что делает возможным продолжение бро- дильных процессов, аналогичных наблюдаемым в слепой кишке.

Но цекотрофы сравнительно бедны субстратом: входящие в их состав протеины и углеводы являются в основном структурными компонентами са- мих бактериальных клеток, а содержание клетчатки не превышает 6%.

Поэтому канюли вживлялись не в районе свода, а несколько каудальнее - в верхнефундальную область, где, по нашим наблюдениям, осуществляется контакт цекотрофов с частицами легкоферментируемых корнеплодов и зер- новых кормов, поедаемых большинством кроликов в первую очередь и от- тесняемых сюда вновь поступающими в желудок порциями пищи.

Так как вертикальная послойность содержимого фундуса сохраняется при хорошей наполненности желудка не менее 5 часов, именно на этом уча- стке микробиальные процессы могут иметь наибольшее значение.

В ходе исследований особое внимание уделялось характеристикам эн- догенного и симбионтного пищеварения — содержанию соляной кислоты и пепсина, численности микрофлоры и активности, неспецифичных для желуд- ка ферментов.

Оказалось, что на протяжении суток в их динамике прослеживаются 6 периодов равной продолжительности, различающиеся как уровнем, так и на- правленностью изменений изучаемых показателей. При шестикратном ана- лизе фистульных проб (в середине каждого периода, т.е. в 1,5, 9, 13, 17 и 21 ч), закономерности суточной ритмики пищеварительных процессов выявля- лись особенно рельефно. Этой схемы взятия проб мы и придерживались в дальнейшей работе.

Наиболее важным показателем, характеризующим степень морфологи- ческого развития слепой кишки (а, следовательно, и ее роли в пищеварении), является вместимость, а точнее количество содержимого, заключенного в этом органе. Данный показатель может быть определен объемным или мас- совым способом.

В пилотажных исследованиях нами было установлено, что объем слепой кишки, измеренный общепринятым методом (путем заполнения водой) весьма значителен и у взрослых кроликов достигает 500 мл, что, несомненно, обусловлено высокой эластичностью ее стенок.

Между тем, взвешивание предварительно извлеченного из слепой кишки химуса показало, что его фактическое количество гораздо меньше и редко превышает 200 г. Поэтому в настоящих исследованиях использовался массовый показатель, более адекватно характеризующий вместимость этого органа

Показатели пищеварения в слепой кишке кроликов при монопитании изучены на 2 взрослых кроликах с хронической фистулой слепой кишки методом периодов продолжительностью по 16-18 суток каждый. В первом периоде опыта животные находились на зерновой диете. Во 2 и 3 периодах кролики в качестве единственного корма получали соответственно сено и траву луговую. В качестве контроля принят типовой рацион, состоящий из концентратов, сена и корнеплодов и содержащий 16 % клетчатки. Химус слепой кишки отбирался для анализа через фистулу 6 раз в сутки - в 1, 5, 9, 13, 17 и 21 час.

Помимо показателей, изученных в предыдущей серии опытов, культурально определялось также количество бактерий использующих различные субстраты в составе кишечной микрофлоры.

С целью изучения суточной динамики показателей пищеварения в слепой кишке, нами были проведены опыты на 2 взрослых кроликах с хронической фистулой слепой кишки, находившихся на зимнем типовом рационе. Кормление животных осуществлялось в 7 и 19 ч. Пробы химуса слепой кишки для анализа отбирались 8 раз в сутки - в 1, 4, 7, 10, 13, 16, 19 и 22 ч. Суммарная продолжительность эксперимента — 12 суток.

2.2 Методики исследований

Потребление кормов животными и переваримость питательных веществ изучались общепринятыми методами (Вакуленко И.С., 1992), путем индивидуального учета количества задаваемых кормов, их остатков и фекалий, выделенных в течение суток. Предварительный период составлял 15, учетный - 5 суток. Питательность кормов рассчитывалась стандартным способом (Куликов Н.Е., 1963) на основании данных химического анализа кормов и переваримости их животными, выраженной в процентах. При определении химического состава кормов, химуса и экскрементов пользовались общепринятыми методами зоотехнического анализа (Лебедев П.Т. с соавт., 1969; Разумов М.И., 1986). Содержание жира определяли по Сокслету; клетчатки - по Геннебергу и Штоману; общего азота - по Къельдалю; протеина - расчетным путем (общий азот $\times 6,25$); безазотистых экстрактивных веществ — расчетным путем.

Наибольшие трудности представлял выбор методик для изучения показателей пищеварения в слепой кишке кроликов (особенно целлюлозолитической активности микрофлоры) в зависимости от возраста.

Наложение фистульных трубок на слепую кишку 45-60-суточных крольчат весьма затруднительно. Кроме того, оперативное вмешательство исключает возможность получения достоверных сведений о состоянии микрофлоры по меньшей мере в течение недели с момента операции, а неизбежное применение антибиотиков может иметь необратимые последствия для еще не сформировавшегося симбиоценоза.



Фото 2.2.1 Извлечение внутренних органов

Таким образом, из поля зрения выпадает наиболее интересный период жизни молодняка, когда происходит интенсивное становление функциональных возможностей слепой кишки.

Исходя из этого, определение целлюлозолитической активности микрофлоры у животных различного возраста осуществлялось после убо я по методу Хендерсона, Хорвата и Блока в модификации Чурлиса Т.К. (1958).

Данный метод заключается в том, что источники целлюлозы (обеззоленные фильтры) помещались в профильтрованный через марлю химус слепой кишки, разведенный в отношении 1:1 забуференной питательной средой, содержащей глюкозу, макро- и микроэлементы и инкубировались в течение суток в термостате. Целлюлозолитическая активность микрофлоры оценивалась по убыли массы источников целлюлозы и выражалась в процентах.

Недостатком данного метода является то, что в нем используется питательная среда, способная изменить состав бактериальной флоры. Кроме того, разбавление химуса буфером изменяет соотношение метаболитов и, соответственно, условия целлюлолиза. Иначе говоря, настоящий метод позволяет оценить лишь титр целлюлозолитических бактерий в слепой кишке.

В связи с изложенным, определение целлюлозолитической активности у молодняка осуществлялось также вискозиметрически [10].

По этой методике определяется только один из ферментов целлюлазного комплекса - эндоглюконаза, начинающая гидролиз целлюлозы. Как показали дальнейшие исследования это типичный адаптивный фермент (активность его прямо пропорциональна поступлению субстрата) и изучение его не может прояснить некоторые вопросы физиологического порядка.

Тем не менее, данная методика остается пока единственной стандартизированной (да и единственной возможной в случае малых объемов исследуемого материала или низких значениях активности).

Для более адекватной оценки особенностей целлюлозолитической активности микрофлоры в зависимости от биохимического состава рациона, уровня клетчатки, ее источников и способов скармливания, возникла необходимость определения интегрального показателя в условиях *in vivo*.



Фото 2.2.2 Извлечение внутренних органов

В связи с этим, нами была разработана модификация данной методики, отличающаяся тем, что источник целлюлозы (предварительно высушенная гофрированная полоска обеззоленного фильтра «синяя лента») помещается в капсулу, выполненную из отрезка полиэтиленовой

Капсула на капроновой нити вводилась в слепую кишку через канюлю, всегда на постоянную глубину. Конец нити крепился к наружному диску ка-

нюли. Целлюлозолитическая активность выражалась в процентах убыли массы источника целлюлозы за время инкубации.

Перед анализами определялось оптимальное время инкубации. Как показали наблюдения, после 24 часового пребывания источников целлюлозы в слепой кишке они сильно деструктурируются, и в процессе отмывания отмечались существенные потери их массы. Более стабильные показатели были получены при 12 часовой экспозиции, которая и использовалась в дальнейших анализах.

Численность отдельных групп бактерий в химусе слепой кишки определялась культуральными методами с использованием анаэробной техники Хангейта (Hungate R.E., 1969). Количество молочнокислых, амилолитических, лактатферментирующих и использующих мочевины бактерий подсчитывали методом «roll tube culture», соответственно на средах Рогозы, Хамлина, Кистнера и целлюлозолитических и протеолитических - методом предельных разведений на средах Хангейта (Hungate R.E., 1950) и лакмусовом молоке.

Для разведения использовали раствор Дейтча (Doetsch R.N. et al., 1952). Вместо рубцовой жидкости, применяемой в оригинальных средах, использовали осветленный центрифугированием химус слепой кишки (1 часть химуса: 4 части воды), вносимый в среды в количестве 10%.

Для культивирования бактерий желудка применяли анаэробную технику Хангейта, глюкозно-целлобиозный агар (Bryant M.P. et al., 1961), среду по прописи Питмана и Брайанта с добавлением 10 % отцентрифугированной жидкой фракции содержимого желудка и питательные селективные среды: Рогозы, Хангейта, Кистнера, Блаурокка.

Для выделения и идентификации бактерий слепой кишки помимо перечисленных сред использовались также мясо-пептонный агар, целлюлозный агар, целлобиозный агар, среды Сабуро, Эндо, Скотта и Дехорити, Гисса (большой пестрый ряд).

При идентификации учитывались такие показатели, как солеустойчивость, способность образовывать аммиак, индол, сероводород, каталазу, редуцировать нитраты, морфология и размеры клеток и колоний, подвижность, склонность к споро и капсулообразованию, отношение к окраске по Грамму.

Однако использование одних культуральных методов недостаточно для выяснения общей динамики численности микрофлоры в возрастном аспекте и при изменении характера питания.

Это обстоятельство связано с тем, что микроорганизмы-симбионты кроликов далеко не однородны по своему составу и принадлежат к различным таксономическим группам, требующим для своего роста и развития соответствующих питательных сред, а также строгого анаэробноза.

Считается, что культурально можно выделить лишь 15-20% от общей численности кишечной флоры [29].

Существенным недостатком культуральных методов является также значительная вариабельность получаемых данных. В связи с этим, мы в своих исследованиях применили также метод прямой микроскопии с дифференцированным окрашиванием мазков [46].

Подсчет численности микроорганизмов производился методом Брида. Для приготовления мазка химус разводился физраствором в отношении 1:500. Полученный материал микропипеткой объемом 0,02 мл наносился на предметное стекло и равномерно распределялся по площади 4 см². Мазок высушивался, фиксировался над пламенем горелки и окрашивался по Грамму в модификации Хукера. Препарат просматривался под масляной иммерсией (не менее 100 полей зрения) при увеличении 1350.

Кроме дифференциальной окраски по Грамму, для подсчета численности иодофильных бактерий была применена окраска раствором Люголя, для обнаружения спор — метиленовой синью по Леффлеру, капсул — контрастный мазок с тушью.

Содержание свободной соляной кислоты и общая кислотность профильтрованного желудочного сока определялись титрометрически по Михаэлису в присутствии индикатора метилрот; пепсин - методом Туголукова (по степени ферментации раствора сухой сыворотки крови в присутствии соляной кислоты), с пересчетом результатов по фармакопейному препарату в микрограммы стандартного фермента; величина рН, концентрация ЛЖК, численность микроорганизмов, активность ферментов - теми же методами, что применялись при анализе химуса слепой кишки. Для оценки истинных возможностей ферментных систем в условиях желудка, определение энзиматической активности (кроме пепсина) проводилось при соответствующих значениях рН.

Полученные цифровые данные подвергнуты биометрической обработке на достоверность [100].

3. РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЙ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

3.1 Особенности потребления кормов в зависимости от их биохимического состава и возраста кроликов

Для оценки количественных показателей пищеварения у животных, вне зависимости от того, какую долю занимают в нем процессы микробной симбионтной ферментации, необходимо учитывать величину потребления корма и его биохимический состав [96].

Как будет показано далее, от количества потребляемого корма и соотношения в нем отдельных питательных компонентов во многом зависят темпы морфофункционального развития пищеварительного тракта в онтогенезе, качественный состав, ферментативная и синтетическая активность симбиоза толстого кишечника, характер метаболической ситуации в слепой кишке в целом, и, наконец, итоговая эффективность процессов пищеварения.

Особенности потребления корма приведены в различных работах, касающихся как физиологии пищеварения, так и зоотехнических исследований. К сожалению, приводимые результаты далеко не всегда сопоставляются с данными по симбионтному пищеварению и суммарной переваримости кормов [61].

Поедаемость кормов в зависимости от возраста кроликов, кормов разного биохимического состава и с различным содержанием клетчатки изучалась нами на интактных животных в научно-производственных опытах, проведенных в 2011-2012 г.г. в условиях нашего двора.

Опыты проводились методом групп и периодов на кроликах породы советская шиншилла в осенне-зимний и летний сезон. Содержание животных - клеточное. Клетки находились в закрытом деревянном помещении. Температура в летний период составляла 28-29°C, в зимний - от +10 до - 10°C. Численность опытных животных в группе — 5 особей. Кормление двукратное - в 8 и 20 часов.

Молодняк при проведении опытов получал общепринятый по структуре и сбалансированный по основным питательным веществам и энергии рацион.

Увеличение уровня клетчатки в рационе, предусмотренное в специальной серии исследований достигалось изменением соотношения в нем концентратов и сена. Истинное содержание клетчатки в фактически съеденном корме корректировалось в ходе пилотажных исследований [7].

Фактическая поедаемость кормов регистрировалась путем взвешивания количества задаваемых кормов и их остатков через сутки после дачи. Поедаемость отдельных кормов при монопитании изучалась на взрослых животных при свободном доступе к корму.

Возрастные особенности потребления кормов изучены в опыте, проведенном методом периодов на 3 крольчатах-аналогах из двух пометов, взятых от самок с одинаковой молочностью.

С момента выхода крольчат из гнезда проводились наблюдения за тем, в какой очередности и в каком объеме они поедают растительные корма. При отъеме молодняка от самки в 45-суточном возрасте стал возможен количественный учет поедаемости кормов.

В ходе индивидуального ежесуточного взвешивания задаваемых кормов и их остатков было установлено, что поедаемость различных кормов на протяжении опыта существенно варьировала.

Фактическое потребление кормов подопытными животными разных возрастов, их состав и питательность представлены в таблице 3.1.1. Для сравнения в таблице приводятся также данные по взрослым животным [92].

Таблица 3.1.1- Фактическое потребление кормов в зависимости от возраста, г

Показатели	Возраст, сутки				
	45	60	90	120	взрослые
Концентраты	18,6	31,7	90,5	100,5	72,1
Сено	15,0	17,3	47,6	63,3	67,0
Морковь	44,0	85,3	115,9	153,0	112,7
Свекла	28,6	48,7	67,6	91,3	66,3
В них содержится:					
сухого вещества, г	38,2	55,7	139,7	167,4	136,8
сырого протеина	6,2	10,9	27,5	31,8	25,2
сырого жира	1,6	2,3	6,9	7,8	5,9
сырой клетчатки	4,7	6,1	16,4	20,9	21,2
БЭВ	22,5	31,6	78,5	94,8	74,1
сырой золы	3,0	4,2	10,4	12,1	10,4

При анализе приведенных данных становится очевидным, что морковь и кормовая свекла поедались молодняком всех возрастов практически полностью, поедаемость же концентратной смеси и сена была существенно ниже.

Так, крольчата 45- и 60-суточного возраста потребляли 58-62% суточной дачи концентратной смеси, а доля ее в общей массе съеденного корма не превышала 55,3 - 57,8 % по питательности (таблица 3.1.2).

Таблица 3.1.2 - Соотношение фактически съеденных кормов кроликами разных возрастных групп, % по питательности

Возраст	Концентраты	Сено	Морковь	Свекла
45 суток	55,3	17,6	16,1	11,0
60 суток	57,8	12,5	16,5	13,2
90 суток	70,9	14,3	9,3	5,5
120 суток	66,3	16,5	10,7	6,5
взрослые	61,3	22,5	10,2	6,0

По всей видимости, низкая поедаемость концентратов объясняется сравнительно большой относительной поверхностью пищеварительного тракта крольчат ранних возрастов, обеспечивающей высокую эффективность пристеночного пищеварения удовлетворение потребности в питательных веществах при меньшем расходе корма.

Значительно охотнее молодняк указанных возрастов поедает корнеплоды, которые, по нашим наблюдениям, начинают потребляться сосущими крольчатами раньше всех других кормов - уже с 12-14 дня их жизни (вероятно, вследствие высокого содержания легкоусвояемых растворимых Сахаров).

Наблюдения за сосущими крольчатами выявили еще одну интересную закономерность - вслед за корнеплодами (или свежей зеленой массой в летний период), к 15-16 дню, они начинают активно поедать сено, практически игнорируя зерновые корма. Вероятно, это связано с достаточной обеспеченностью сосущих крольчат легкоусвояемыми энергопластическими веществами, поступающими с молоком.

Ориентация на менее питательные растительные объекты, очевидно, сохраняется и у только что отсаженного от самки молодняка, по крайней ме-

ре, 45-суточные животные потребляли относительно большее (по питательности) количество сена, чем 90- и даже 120-суточные.

Однако уже через 15 дней поедаемость сена заметно снизилась, причем в потреблении этого корма отчетливо прослеживалась избирательность: грубостебельчатой части, которая, как правило, оставалась в кормушках, крольчата предпочитали листочки и соцветия, содержащие меньшее количество клетчатки [42].

С возрастом кроликов поедаемость концентратной смеси и доля ее в общем количестве съеденного корма возрастали, а удельное потребление корнеплодов снижалось. Увеличивалась также и поедаемость сена, причем не только в абсолютном выражении, но и по отношению к другим кормам.

Так, за 2 месяца жизни молодняка (с 60- до 120-суточного возраста) потребление сена увеличилось в существенно большей степени (в 3,7 раза), чем концентратов и особенно корнеплодов (в 3,2 и 1,8 раза соответственно).

У 60-суточных крольчат доля этого корма в рационе не превышала 12,5 % по питательности, а у 120-суточных достигла 16,5 %. В связи с этим, за указанный период уровень клетчатки в расчете на сухое вещество фактически съеденного корма повысился на 14 %.

Поскольку структура рационов для молодняка на протяжении опыта оставалась неизменной, этот результат может свидетельствовать либо об увеличении с возрастом животных потребности в клетчатке, либо в других компонентах, содержащихся в сене [4].

С возрастом потребление сухого вещества и всех входящих в его состав питательных веществ увеличивалось. Особенно заметный рост потребления отмечен у 90-суточного молодняка - в 2,5 раза по сравнению с предыдущей возрастной группой. Наибольшее количество питательных веществ в опыте потребляли четырехмесячные животные — в 4-5 раз больше, чем 45-суточные крольчата. Что же касается взрослых кроликов, то по сравнению с

растущим молодняком, они потребляли сравнительно меньшее количество нутриентов [74].

Следует, однако, отметить, что динамика абсолютных значений показателя, вследствие существенного изменения живой массы крольчат по мере роста (табл. 3.1.3) не вполне раскрывает возрастные особенности потребления питательных веществ.

Таблица 3.1.3 - Динамика живой массы подопытных кроликов

Возраст	Живая, масса, кг		Среднесуточный прирост, г
	начало опыта	конец опыта	
15 суток	0,31	0,53	14,7
30 суток	0,53	1,00	31,3
45 суток	1,00	1,28	18,7
60 суток	1,28	2,24	32,0
90 суток	2,24	2,96	24,0
120 суток	2,96	3,51	18,3
взрослые	4,59	4,62	2,0

Более информативным является удельный показатель их потребления - в расчете на единицу живой массы (табл.3.1.4).

Как свидетельствуют представленные данные, максимальные величины потребления сухого вещества и всех его составляющих зарегистрированы в трехмесячном возрасте, что, несомненно, является следствием интенсивного роста в предшествующий возрастной период (среднесуточный прирост живой массы при этом был наиболее высоким и достигал 32 г), и, соответственно, повышенной потребности животных в пластических компонентах.

Таблица 3.1.4 - Потребление питательных веществ у кроликов с возрастом в расчете на единицу живой массы, г/кг

Показатели	Возраст, сутки				
	45	60	90	120	Взрослые
Сухое вещество	38,3	43,5	62,4	56,5	29,8
Сырой протеин	6,2	8,5	12,3	10,7	5,5
Сырой жир	1,6	1,8	3,1	2,6	1,3
Сырая клетчатка	4,7	4,8	7,3	7,1	4,6
БЭВ	22,5	24,7	35,1	32,0	16,1
Сырая зола	3,0	3,3	4,6	4,1	2,3

По мере снижения темпов роста, потребление нутриентов в расчете на 1 кг живой массы уменьшалось, а у взрослых животных, потребность которых в питательных веществах направлена, преимущественно, на поддержание жизни, не превышало 30 г, что в 1,3 раза меньше, чем у 45-суточных крольчат.

Изменение пищевых потребностей животных в ходе морфогенеза, оказало влияние и на относительное потребление отдельных биохимических компонентов корма.

Так, потребление молодняком сырой клетчатки и безазотистых экстрактивных веществ в расчете на 1 кг массы тела увеличилось к трехмесячному возрасту в 1,5 раза, а потребление сырого протеина и жира - почти вдвое.

Обращает на себя внимание тот факт, что величина потребления клетчатки на единицу живой массы у взрослых животных была ниже, чем у молодняка двухмесячного возраста и не превышала значений, наблюдаемых у только что отсаженных от самки крольчат.

То есть данный показатель практически не зависел от фактической структуры рациона и уровня содержания в нем клетчатки. Его величина оп-

ределялась, главным образом, относительным потреблением сухого вещества, и, в конечном счете, потребностью животных в более значимых ингредиентах корма. Аналогичная закономерность прослеживалась у подопытных животных всех возрастных групп.

Помимо массовых величин потребления корма, нами была изучена также очередность и скорость поедания различных кормов. Опыты проводились на 10 взрослых кроликах-аналогах, находившихся на типовых рационах - летнем и зимнем. Корма, входящие в рацион предоставлялись животным одновременно, на выбор.

Оказалось, что кролики, как и животные других видов (Наумова, 1981), при свободном выборе пищевых объектов вначале поедают более питательные корма. На зимнем рационе - концентратную смесь и корнеплоды, в последнюю очередь - сено. В летний период — концентратную смесь, а затем зеленую массу [18].

От питательности различных кормов зависела и скорость их поедания. Скорость потребления сухого вещества сена, травы, корнеплодов и зернового корма (содержащего соответственно 0,64; 0,93; 1,21 и 1,49 МДж/100 г) составила 12,6; 26,2; 30,7 и 41,3 г/ч. То есть, по мере увеличения концентрации в корме обменной энергии, скорость его поедания животными возрастала.

По всей видимости, более быстрое потребление высококалорийной пищи является общей закономерностью пищевого поведения животных, закрепленной филогенетически в условиях жесткой конкуренции за кормовые ресурсы, и относится к тому же разряду, что и предпочтение вначале кормления концентрированных кормов менее питательным пищевым объектам.

3.2 Морфологическое развитие органов пищеварения в онтогенезе как определяющий фактор эффективности симбионтного пищеварения

Прежде чем перейти к рассмотрению вопросов, касающихся симбионтного пищеварения, следует остановиться на особенностях морфогенеза слепой кишки, тесно связанных с ее функциональными возможностями и необходимых для количественной оценки вклада ферментативной и синтетической активности микрофлоры в пищеварительные процессы.

Наиболее важным показателем, характеризующим степень морфологического развития слепой кишки (а, следовательно, и ее роли в пищеварении), является вместимость, а точнее количество содержимого, заключенного в этом органе. Данный показатель может быть определен объемным или массовым способом.

В предварительных опытах нами было установлено, что объем слепой кишки, измеренный общепринятым методом (путем заполнения водой) весьма значителен и у взрослых кроликов достигает 500 мл, что, несомненно, обусловлено высокой эластичностью ее стенок.

Между тем, взвешивание предварительно извлеченного из слепой кишки химуса показало, что его фактическое количество гораздо меньше и редко превышает 200 г. Поэтому в настоящих исследованиях использовался массовый показатель, более адекватно характеризующий вместимость этого органа [101].

В ходе онтогенеза у кроликов за весьма короткий (в отличие от крупных млекопитающих-фитофагов) промежуток времени происходит глубокая морфофункциональная перестройка пищеварительной системы, связанная с переходом от молочного питания (биохимически равноценного хищничеству) к питанию растительными кормами [34].

Для более полной характеристики этих изменений нами оценивалась не только динамика роста слепой кишки, отражающая специализацию животных к перевариванию клетчатки, но и желудка, органа, в котором осуществ-

ляется предварительная обработка белковых и концентрированных компонентов пищи.

Для изучения степени морфологического развития слепой кишки и желудка в зависимости от возраста нами были убиты 15-, 30-, 45-, 60- и 90-суточные крольчата, а также взрослые животные.

Убой производился в различное время - в 1, 5, 9, 13, 17 и 21 час. После обескровливания слепая кишка и желудок извлекались из брюшной полости и взвешивались вместе с содержимым на электронных весах с точностью до 0,1 г.

Затем слепая кишка освобождалась от содержимого, промывалась водой и вновь взвешивалась. По разнице масс наполненной и опорожненной слепой кишки судили о количестве находящегося в ней химуса. Полученные данные в пределах каждой группы усреднялись по 6 животным, убитым в различное время и подвергались статистической обработке.

Результаты исследований приведены в таблице 3.2.1

Как показывают данные таблицы, у сосущих крольчат более развит желудок, его масса в 15- и 30-суточном возрасте превышала массу слепой кишки в 6,6 и 2,6 раза соответственно

Таблица 3.2.1 - Масса желудка, слепой кишки и ее содержимого у кроликов различного возраста

Масса, г	Возраст, сутки					
	15	30	45	60	90	взрос- лые
Желудок	13,2 ±0,62	27,1 ±1,46	47,7 ±3,19	54,2 ±2,11	93,5 ±8,93	188,3 ±19,87
Слепая кишка	2,0 ±0,27	10,3 ±1,14	39,3 ±2,84	62,8 ±4,63	111,6 ±7,5	229,7 ±21,23
Содержимое слепой кишки	од ±0,03	5,6 ±0,32	29,5 ±1,94	46,1 ±2,17	79,4 ±5,80	176,8 ±14,37

Полость желудка у 15-суточных крольчат была заполнена белыми пищевыми массами — створоженным молоком с отдельными включениями частиц сена, а у 30-суточных — преимущественно растительными кормами и цекотрофами, сосредоточенными в районе свода и занимающими около % всего объема органа.

Сравнительно ранний морфогенез желудка объясняется тем, что единственным кормом крольчат на первых этапах является молоко, основная нагрузка по перевариванию белковых компонентов которого ложится на этот орган.

В отличие от желудка, инициатором развития слепой кишки выступает преимущественно клетчатка — единственный компонент корма, не подвергающийся перевариванию в вышележащих отделах пищеварительного тракта, поэтому интенсивный морфогенез ее начинался несколько позднее - при увеличении в составе потребляемой пищи доли кормов растительного происхождения [10].

Так, у крольчат 15-суточного возраста слепая кишка по существу находилась в зачаточном состоянии: она имела беловатую окраску, и в ее ампуле присутствовало ничтожное количество химуса, различимого только благодаря содержанию в нем желчных пигментов.

Лишь с началом потребления заметного количества растительных кормов (20-25-суточный возраст) темпы развития этого органа кардинально изменились.

У 20-суточного молодняка было зарегистрировано появление регулярной копрофагии, что свидетельствует о достаточной наполненности слепой кишки и ритмичном ее функционировании уже с этого возраста. Слепая кишка 30-суточных животных содержала свыше 5 г химуса, имела характерную буровато-оливковую окраску, а ее масса с содержимым (по сравнению с величиной показателя вначале опыта) увеличилась в значительно большей степени - в 5 раз, чем масса желудка - в 2 раза.

Высокая скорость роста слепой кишки сохранялась и в дальнейшем. Ее масса у крольчат 45- и 60-суточного возраста возросла по сравнению с предыдущими возрастными группами в 3,8 и 1,6 раза соответственно, в то время как масса желудка за эти же периоды увеличилась только в 1,7 и 1,1 раза.

В итоге, в двухмесячном возрасте масса слепой кишки превысила массу желудка, и достигнутое между ними соотношение сохранялось почти на том же уровне на протяжении всей последующей жизни животных.

Несколько иные результаты были получены Калугиным (1974). У 15-суточных крольчат масса слепой кишки сходна с нашими данными, в дальнейшем же в 30-, 45- и 60-суточном возрасте ее масса с содержимым соответствовала 21,8; 75,7; 137,0 г. Более высокие темпы развития органов в этой работе отмечены также в отношении желудка.

Что же касается массы слепой кишки и желудка у взрослых животных, то они были несколько ниже зарегистрированных нами, и составили 207,0 и 157,4 г соответственно.

Вероятно, эти расхождения связаны со временем убоя кроликов и возможным опорожнением желудка после кормления и слепой кишки в результате копрофагии.

Более отчетливое представление о сравнительном морфогенезе желудка и слепой кишки можно составить на основании относительных показателей их масс в расчете на единицу живой массы (табл.3.2.2).

Таблица 3.2.2 - Масса желудка и слепой кишки в расчете на единицу живой массы

Масса, г/юг	Возраст, сутки					
	15	30	45	60	90	взрос- лые
Желудок	42,6 ±1,43	51,1 ±3,24	47,7 ±1,76	42,3 ±2,97	41,7 ±0,64	41,0 ±2,74
Слепая кишка	6,4 ±0,12	19,4 ±1,46	39,3 ±1,94	49,1 ±2,78	49,8 ±2,47	50,0 ±3,65

Как свидетельствуют представленные нами данные, развитие слепой кишки в изучаемый период времени было более интенсивным, чем желудка.

Ее относительная масса у 30-, 45 и 60-суточных крольчат возросла по сравнению с аналогичными значениями показателя у молодняка предыдущих возрастных групп в 3; 2 и 1,2 раза соответственно) и уже к двухмесячному возрасту приблизилась к величине, наблюдаемой у взрослых животных.

Что же касается желудка, то в 30-суточном возрасте его относительная масса достигла максимально возможных значений. При этом величина данного показателя увеличилась по сравнению с предыдущей возрастной группой в 1,2 раза. Затем наблюдалась некоторая инволюция размеров желудка и у 60-суточных крольчат величина показателя вновь снизилась в 1,2 раза. В дальнейшем масса желудка увеличивалась пропорционально живой массе.

То есть, прогрессивное развитие слепой кишки заканчивается в возрасте двух месяцев, а желудка - в 30-суточном возрасте.

В связи с этим возникает вопрос о соответствии размеров пищеварительного тракта животных на последующих этапах онтогенеза количеству потребляемого корма.

Ведь как было установлено нами, молодняк 3-4 месячного возраста, у которого развитие слепой кишки и желудка, органов, депонирующих около 80% всех находящихся в желудочно-кишечном тракте пищевых масс, уже закончено, отличался максимальной потребностью в энергопластических ве-

ществах и, соответственно, наибольшей величиной потребления корма (большей даже, чем у взрослых животных).

Некоторая задержка в развитии пищеварительного тракта приводит к тому, что его вместимость на определенных этапах онтогенеза перестает соответствовать возросшей величине потребления корма.

Особенно отчетливо это несоответствие проявилось у 90-суточных крольчат, которые потребляли в 2,5 раза больше корма, чем 60-суточные, тогда как вместимость желудка и слепой кишки у них возросла лишь в 1,7 раза.

Как будет показано далее, эта особенность является причиной значительного увеличения скорости прохождения корма по желудочно-кишечному тракту у трехмесячного молодняка, что в сочетании со сравнительно грубым измельчением пищи зубами предполагает ухудшение условий для ферментации клетчатки, и неизбежное снижение эффективности использования корма.

Действительно, если учесть, что содержание клетчатки в химусе слепой кишки в среднем составляет 4,5 %, то на основании полученных нами данных по потреблению кормов, нетрудно рассчитать, что слепая кишка двухмесячных крольчат вмещает в себя около 2 г клетчатки (30 % суточного поступления ее с кормом), а трехмесячных — 3,5 г — лишь 20 % суточного поступления.

Таким образом, до 15-суточного возраста слепая кишка кроликов как полостной орган не функционирует, - непереваренные остатки пищи не заполняют ее просвета, а транзитом проходят через ампулу в ободочную кишку.

Единственным органом, депонирующим значительные количества корма, в этом возрасте является желудок. Масса желудка с содержимым в расчете на единицу живой массы достигает максимума в возрасте одного месяца, а затем снижается (у взрослых кроликов в 1,2 раза), что находится в

полном соответствии с характером питания молодняка и подтверждается данными других авторов [8].

С момента перехода крольчат к фитофагии морфологическое развитие слепой кишки существенно ускоряется. Через 5 суток после отъема ее относительная масса уже равна массе желудка, а через 15 — приближается к значениям, наблюдаемым у взрослых животных.

Однако морфогенез желудка и слепой кишки — органов, депонирующих основную массу потребленной пищи, несколько отстает от увеличивающегося в ходе онтогенеза количества поедаемого корма.

Это приводит к тому, что в 90-суточном возрасте (характеризующимся наибольшим потреблением корма), скорость прохождения пищевых масс по желудочно-кишечному тракту значительно выше, чем у взрослых животных, что существенно снижает возможности молодняка по перевариванию богатых клетчаткой растительных кормов, требующих более длительного времени ферментации.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Проведенные исследования показали, что на ранних этапах постнатального онтогенеза (12 - 13-суточный возраст) первыми потребляемыми кроликами растительными кормами являются корнеплоды (или свежая зеленая масса) и мелкостебельчатое сено. Позднее, по мере повышения темпов роста, все большее значение в питании крольчат начинают приобретать концентрированные корма. Потребление корма достигает максимума в трехмесячном возрасте. При этом между величинами поступления сухого вещества и клетчатки наблюдается линейная зависимость.

Увеличение уровня клетчатки (доли сена) в рационе приводит к избирательности в поедании его компонентов и к сокращению потребления, особенно у взрослых кроликов (вплоть до уровня, необходимого для поддержания жизни). Снижение потребления корма наблюдается и на другом, противоположном полюсе возможного кормового диапазона - при питании животных зерном.

Последовательность и скорость поедания различных кормов кроликами зависят от содержания в них доступной энергии. В первую очередь и с большей скоростью поедаются более питательные корма.

Величина потребления корма в расчете на единицу живой массы является важнейшим фактором, влияющим на скорость продвижения корма по желудочно-кишечному тракту у молодняка. Увеличение потребления сухого вещества в расчете на единицу живой массы с возрастом приводит к соответствующему ускорению прохождения корма.

У взрослых кроликов, содержащихся на различных рационах, отмечена та же закономерность - чем выше потребление корма, тем интенсивнее эвакуаторные процессы и, соответственно, оборот пищевых масс через пищеварительный тракт. Наблюдаемая зависимость имела линейный характер и четко прослеживалась на всех используемых в опыте рационах.

По мере увеличения уровня клетчатки (доли сена) в рационе и у молодняка, и у взрослых кроликов наблюдается тенденция к усилению эвакуаторных процессов. Однако при кормлении сеном в качестве единственного корма, длительность его пребывания в пищеварительном тракте напротив, возрастает.

Помимо величины потребления корма на длительность пребывания пищи в пищеварительном тракте оказывает влияние степень ее измельчения зубами и эффективность последующей редукции частиц, поскольку мелкие частицы задерживаются в ЖКТ на более продолжительное время.

Качество пережевывания зависит, прежде всего, от биохимического состава корма, а также от размеров животного и, соответственно, его зубного аппарата. Меньшие размеры последнего позволяют крольчатам ранних возрастов при тех же затратах времени существенно тщательнее пережевывать корм.

При переходе крольчат от смешанного типа питания (молоко и растительные корма) к фитофагии, степень измельчения корма зубами увеличивается, что компенсирует снижение доступности и биологической полноценности его компонентов. Однако и для молодняка и для взрослых кроликов характерна особенность - чем выше питательность корма, тем больше скорость его поедания и грубее обработка зубным аппаратом.

Биохимический состав и величина потребления корма, размер его частиц, скорость и порядок продвижения пищевых масс по желудочно-кишечному тракту обуславливают характер процессов, протекающих в слепой кишке, и степень морфофункционального развития этого органа.

Как показали наши исследования, уже у крольчат 15-суточного возраста, у которых слепая кишка как полостной орган еще не функционирует, численность бактерий в ее содержимом приближается к величинам, наблюдаемым у взрослых животных. В основном это грамтрицательные палочки рода Вааекнёз и представители рода ПерШсоссизэ.

Наиболее бурный рост вместимости слепой кишки наблюдается с 20- до 45-суточного возраста, и уже у двухмесячных крольчат ее относительная масса почти соответствует величине, зарегистрированной у взрослых кроликов. Однако темпы морфологического и функционального развития слепой кишки не вполне совпадают. Так, почти полное завершение морфогенеза у двухмесячных животных сопровождается существенным снижением всех показателей пищеварения.

Формирование функциональных особенностей слепой кишки происходит на более поздних стадиях онтогенеза и сопровождается рядом преобразований кишечного симбиоза, а также изменением ее секреторной и всасывательной активности. Окончательное становление функциональных возможностей слепой кишки происходит, судя по активности бактериальных ферментов, величине рН химуса, содержанию в нем ЛЖК и общего азота, в трехмесячном возрасте.

В этом же возрасте, по-видимому, завершается формирование видовой специфичности симбиоза слепой кишки.

Увеличение уровня содержания клетчатки в рационе кроликов на 10-20% почти не оказывает влияния на показатели пищеварения в слепой кишке. Их изменения при этом носят характер слабовыраженной тенденции, что свидетельствует о высокой стабильности рассматриваемых процессов.

Тем не менее, применение рационов с более широким диапазоном концентрации клетчатки позволило установить, что повышение ее уровня приводит к увеличению показателя рН, содержания влаги, ЛЖК, общего азота, аммиака и мочевины. Численность бактерий на рационах, содержащих от 12,8 до 16% клетчатки снижается, а при дальнейшем повышении ее уровня - возрастает.

Увеличение уровня клетчатки в рационе сопровождается почти линейным ростом активности эндоглюконазы — фермента, действующего на начальных этапах гидролиза целлюлозы. Что же касается суммарной целлюло-

золитической активности симбиоценоза в условиях *in vivo*, то влияние изучаемого фактора приводило к ее снижению.

Более существенные изменения симбионтных процессов наблюдаются у кроликов при скармливании им отдельных кормов. При этом тенденции, выявленные на рационах с различным уровнем клетчатки, проявляются в виде отчетливой закономерности.

Помимо возраста и условий кормления на динамику показателей симбионтного пищеварения в слепой кишке влияет последовательность прохождения различных кормов по желудочно-кишечному тракту, а также секреция пищеварительных соков и выделение мягких фекалий, имеющие строгую суточную периодичность.

Более длительная задержка зерна и корнеплодов в желудке приводит к разобщению ферментативных и синтетических процессов. Метаболическая ситуация в слепой кишке при этом напоминает ту, что складывается при питании отдельными кормами.

Помимо слепой кишки симбионтные процессы переваривания пищи имеют место в желудке. Чередование эндогенного и симбионтного типов ферментации в фундальном отделе желудка кроликов является закономерным, обусловленным суточными ритмами копрофагии процессом.

Периодическое поступление цекотрофов и, вместе с ними, микробных гидролаз из слепой кишки расширяет диапазон деполимеризуемых в желудке субстратов, а также создает приемлемые условия для жизнедеятельности некоторых микроорганизмов, тем самым частично удовлетворяя потребность животных в продуктах бактериального синтеза.

При кормлении кроликов следует придерживаться порядка естественного потребления кормов — вначале поедаются сочные и концентрированные корма, затем грубые. Однако экономически более целесообразным является скармливание тех же кормов в предварительно измельченном виде в составе полнорационной смеси предложенной нами

рецептуры. Эффективность пищеварения в слепой кишке кроликов зависит от степени ее морфофункционального развития, количества и биохимического состава потребляемого корма.

Выводы

1.-В постнатальном онтогенезе кроликов прослеживаются следующие этапы морфофункционального развития слепой кишки:

- с 20- до 45-суточного возраста - интенсивный морфогенез органа, обусловленный высоким (в 1,3 раза больше, чем у взрослых кроликов) потреблением корма в расчете на 1 кг живой массы, и сравнительно медленное функциональное развитие.

2.-с 46- до 60-суточного возраста — морфогенез СК заканчивается, ее масса с содержимым достигает величины, характерной для взрослых животных (50 г/кг), метаболическая активность цекальной микрофлоры остается низкой.

3.-с 61- до 90-суточного возраста установлено окончательное становление фекальной микрофлоры и ее энзиматической активности. Существенное увеличение количества потребляемого корма (свыше 50-60 г/кг) приводило к ускорению его прохождения по желудочно-кишечному тракту (в 1,3 раза по сравнению со взрослыми кроликами) и снижению использования структурных углеводов (коэффициент переваримости клетчатки составил 18,2 %).

4.Увеличение потребления пищи при общепринятом режиме кормления и у молодняка и у взрослых кроликов приводит к сокращению времени ее ферментации в желудочно-кишечном тракте.

5.Концентрированные корма сосредотачиваются в кардиальной части желудка, задерживаясь на 8-9 часов, чему способствует более грубая обработка их зубным аппаратом вследствие быстрого потребления. Грубые корма поедаются позднее, поступают в пилорический отдел и покидают желудок через 4 — 5 часов.

РЕКОМЕНДАЦИИ

Кролиководческим хозяйством рекомендуем использовать следующие типы кормления:

- схема кормления молодняка, предполагающая долю сена в рационах для крольчат 45-60-суточногнo возраста 15-17% по питательности, а с 90-суточного возраста — 14-15% по питательности.
- способ приготовления полнорационной смеси позволяющий увеличить поедаемость корма и переваримость сухого вещества по сравнению с традиционным способом скармливания соответственно на 8 и 14%.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Абдуллаев П.Х. // Кролиководство и звероводство. - М.- 1962.- №10. - С. 7 (цит. по Ю.А. Калугину).
2. Александрова В.С. К технологии изготовления гранулированных комбикормов / В.С. Александрова // Кролиководство и звероводство. - М., 1978. №1,- С. 13-14.
3. Анакина Ю.Г. Микробиологическая и биохимическая характеристика пищеварительных процессов у кроликов / Ю.Г. Анакина, В.И. Астраханцев // Сб. науч. труд. НИИПЗиК. - М., 1978. № 17. - С. 143-147.
4. Андреева В.С. Витамины в рационах самцов / В.С. Андреева, К.Н. Морозова // Кролиководство и звероводство.- М., 1977. №6.- С. 20.
5. Асатиани В.С. Новые методы биохимической фотометрии / В.С. Асатиани / - М.: Наука, 1965.
6. Астраханцев В.И. Изучение пищеварительных ферментов у кроликов/ В.И. Астраханцев, Э.И. Дроздова // Сб. науч. труд. ВНИПЗиК. - М, 1977. - Т. 16. - С. 64-68.
7. Ататемян Г.А. Мицелий гриба - ценный протеиновый корм для молодняка кроликов / Г.А. Ататемян, З.Н. Авакян, Г.Г. Асланян // Кролиководство и звероводство.- М., 1976. №4.- С. 23.
8. Бабунидзе О.Е. Об использовании крупки в кормлении кроликов / О.Е. Бабунидзе, В.С. Александрова // Кролиководство и звероводство. - М., 1996. №1.-С. 8-9.
9. Балакирев Н.А. Цеолиты в кормлении кроликов / Н.А. Балакирев, В.С. Александрова // Кролиководство и звероводство. -М., 1997. №2.- С. 16.
10. Балакирев Н.А. Современное состояние животноводства России / Н.А. Балакирев // Вестник ОрелГАУ.- Орел, 2008. - №5 (14). - С. 30-31.

11. Баранчихина В.В. Особенности динамики роста и переваримость питательных веществ кормов у беркширских и мангашлыкских свиней / В.В. Баранчихина // Вопросы кормления и обмена веществ у сельскохозяйственных животных: сб. науч. трудов. - Киев, 1963.- С. 83-86.
12. Барнард Е. Сравнительная биохимия и физиология пищеварения / Е. Барнард // Сравнительная физиология животных. - М.: Мир. — 1977. - Т. 1. - С. 285-348.
13. Беседина Г.Г. // Труды НИИПЗиК,- 1969. №8. - С. 213 (цит. по Калугину Ю. А., 1980).
14. Беседина Г.Г. Влияние добавок жира на рост и продуктивность кроликов / Г.Г. Беседина // Кролиководство и звероводство.- М., 1975. № 2. - С. 20-21.
15. Беседина Г.Г. Влияние добавок жира на продуктивность основного стада и рост молодняка кроликов / Г.Г. Беседина // Сб. науч. трудов НИИПЗК.-М., 1976.-Т 14.-С. 104-113.
16. Будная М.В. Активность целлюлозорасщепляющей микрофлоры рубца крупного рогатого скота при кормлении животных рационами различного состава. / М.В, Будная // Автореф. дисс...канд. биол. наук. — Краснодар, 1963. - 23 с.
17. Вакуленко И.С. Методические особенности проведения обменных опытов по кормлению кроликов / И.С. Вакуленко // Нове в методах зоотехн. доел. - Харьков, 1992. - Ч. 2. - С. 91-97.
18. Вакуленко И.С. Кормление кроликов гранулами / И.С. Вакуленко, В.В. Мирось // Кролиководство и звероводство. -М., 1985. №1. - С. 15-16.
19. Гаврилова Т.А. // Ученые записки Казанского вет. ин-та. - Казань, 1965. - Т. 95. - С. 177 (цит. по Калугину Ю.А., 1980).
20. Георгиевский В.И. Физиология сельскохозяйственных животных / Георгиевский В.И.- М.: Агропромиздат.- 1990.- 512 с.
21. Георгиевский В.И. // Известия ТСХА. - М., 1975. № 1.- С. 164 (цит. по Калугину Ю.А., 1980).

22. Горшков Г.И. Метаболические реакции пищеварительной системы овец после скармливания лугового сена (по тестам углеводно-жирового обмена) / Г.И. Горшков, Л.Н. Аристархова, Ф.Ф. Лазарева / - Свердловск, 1971. - С. 33-46.

23. Гуцин Н.Н. Протеолитические бактерии, выделенные из рубца и слепой кишки овец / Н.Н. Гуцин // Бюл. ВНИИФБиП. - Боровск, 1968. - Вып. 2. - № 6. - С. 65-68.

24. Дегтярев В.П. Опыт изучения ферментации углеводов у жвачных животных / В.П. Дегтярев // Тезисы докладов конференции Сев. НИИЖ. - Бишкуль, 1970.

25. Дегтярев В.П. Возрастные и видовые особенности активности пищеварительных ферментов у жвачных животных / В.П. Дегтярев // Автореф. дисс... доктора биол. наук. - М., 1974. - 33 с.

26. Демченко Н.П. Сорго в составе гранул / Н.П. Демченко, Э.М. Храмцова // Кролиководство и звероводство. - М., 1985. №3. - С. 9.

27. Дмитроченко А.П. Влияние уровня и соотношения питательных веществ в рационах на продуктивность животных и использование кормов / А.П. Дмитроченко // Биологические основы повышения использования кормов. - М.: Колос, 1967.

28. Долгов И.А. Численность и ферментная активность некоторых групп микроорганизмов в разных отделах пищеварительного тракта ягнят / И.А. Долгов // Вопросы физиологии и питания овец. - М.: Колос, 1981. - С. 65-68.

29. Духин И.П. Процессы пищеварения у молодняка крупного рогатого скота в связи с возрастом и условиями корления / И.П. Духин // Автореф. дисс... доктора биол. наук. - Дубровицы, 1974. - 40 с.

30. Елецкий Ю.К. Ультраструктурные и молекулярные основы транспорта веществ через щеточную кайму энтероцита тонкой кишки / Ю.К. Елец-

кий, А.Ю. Цибульский // Успехи современной биологии. - М., 1979. - Т. 82. - № 2. - С. 304-320.

31. Изучение микрофлоры преджелудков у жвачных (Методические указания). ВНИИФБиП. - Боровск, 1977. - 92 с.

32. Изучение пищеварения у жвачных (Методические указания). ВНИИФБиП. - Боровск, 1979.- 140 с.

33. Калашников А.П. Кормление молочного скота / А.П. Калашников / - М.: Колос, 1978. - 255 с.

34. Калугин Ю.А. Физиологическое значение копрофагии зайцеобразных и грызунов / Ю.А. Калугин // Зоол. журн. - М., 1974. - Т. 53. - Вып. 12. - С. 1840-1847.

35. Калугин Ю.А. Рост и развитие органов пищеварения кроликов при кормлении их полнорационными гранулированными кормами // Ю.А. Калугин // Сб. науч. трудов ВНИИПЗиК. - 1974. - Т. 13. - С. 121-129.

36. Калугин Ю.А. Влияние разных рационов на переваримость питательных веществ и обмен азота у крольчих / Ю.А. Калугин // Сб. науч. трудов ВНИИПЗиК. - 1978. - Т. 17. - С. 24-27.

37. Калугин Ю.А. Физиология питания кроликов / Ю.А. Калугин / - М.: Колос, 1980. - 173 с.

38. Калугин Ю.А. Снова об уровне клетчатки / Ю.А. Калугин // Кролиководство и звероводство. - М., 1981. № 1. - С. 18.

39. Калугин Ю.А. Копрофагия / Ю.А. Калугин // Кролиководство и звероводство. - М., 1995. № 4. - С. 11-12.

40. Калугин Ю.А. Хвоя в рационе / Ю.А. Калугин, И.А. Лучкина // Кролиководство и звероводство. - М., 1979. №6 - С. 23.

41. Калугин Ю.А. Химический состав двух видов кала кроликов / Ю.А. Калугин, Ю.И. Раецкая // Проблемы пушного звероводства и кролиководства: Сб. науч. трудов. - М., 1976. - Т. 14. - С. 113-119.

42. Карпусь Н.М. Углеводы корма и их роль в питании свиней / Н.М. Карпусь / - Киев, 1972. - 64 с.
43. Карпухина Е.Г. Янтарная кислота - стимулятор для кроликов // Е.Г. Карпухина, М.С. Найденский // Кролиководство и звероводство. - М., 1997. № 3. - С. 8-9.
44. Клесов А.А. Ферменты, гидролизующие целлюлозу: Активность и компонентный состав целлюлазных комплексов из различных источников / Клесов А.А. // Биоорг. Химия. - М.- 1980.- т. 6 - С. 1225-1242
45. Клесов А.А. Влияние лигнина на ферментативный гидролиз лигно-целлюлозных материалов / А.А. Клесов // Биотехнология. - М., 1985. № 3. - С. 106-112.
46. Ковалевский К.Л // Ветеринария. - М., 1974. №6 - С. 46 (цит. по Калугину Ю.А., 1980).
47. Козлов А.С. Обмен азотистых веществ и пути повышения их использования у крупного рогатого скота / А.С. Козлов // Дисс. на соискание уч. степени д. б. н. — Бишкуль, 1991. - 453 с.
48. Котенкова Е.В. Карликовые кролики как лабораторные животные: использование в эксперименте для изучения формирования индивидуального запаха в онтогенезе / Е.В. Котенкова // Животные в городе: Материалы 2-ой научно-практической конференции. - М., 2003. - С.231-233.
49. Котенкова Е.В. Формирование индивидуального запаха в онтогенезе у кроликов / Е.В. Котенкова, В.И. Крутова // Териофауна России и сопредельных территорий. 7 съезд Териологического общества. Материалы международного совещания. - М., 2003. - С. 177.
50. Круглова Н.М. Бифидобактерии в желудочно-кишечном тракте кроликов / Н.М. Круглова // Клеточное содержание норок, лисиц, соболей, песцов, нутрий и кроликов: Сб. науч. труд. НИИПЗК.- 1983. № 29. - С. 223-227.

51. Куликов Н.Е. Потребность молодняка в минеральных веществах / Н.Е. Куликов, Е.Н. Морозова, В.С. Александрова // Кролиководство и звероводство.- М., 1985. № 1. - С. 14.
52. Кулько К.С. Корма и кормление кроликов / К.С. Кулько // Кролиководство и звероводство. - М., 1990. № 6. - С. 38-40.
53. Курил ов Н.В. Роль микроорганизмов в питании жвачных: Обзор литературы / Н.В. Курилов, О.Н. Грызлова, В.Ф. Лищенко /- М., 1968.
54. Курилов Н.В. Физиология и биохимия пищеварения жвачных животных / Н.В. Курилов, А.П. Кроткова / - М.: Колос., 1971 - 432 с.
55. Курилов, Н.В. // Труды МВА. - 1957. № 20. - С. 158-162 (цит. по Калугину Ю. А., 1980).
56. Курилов Н.В. Использование физиологических и биохимических методов в изучении пищеварения жвачных / Н.В. Курилов // Новые методы и модификации биохимических и физиологических исследований в животноводстве: Сб. науч. трудов. - Боровск, 1972. - С. 96-105.
57. Курилов Н.В. Превращение углеводов в преджелудках и глюкозообразование у жвачных животных / Н.В. Курилов, А.М. Матеркин, С.Я. Щеголев // Физиолого-биохимические проблемы питания с.-х. животных: Сб. науч. трудов. - Боровск, 1973. - Т. 12. - С. 120-126.
58. Лактионов К.С. Влияние целлюлолиза у кроликов на переваримость кормов / К.С. Лактионов, О.И. Лактионова, А.С. Козлов // Информационный листок № 195-99. - Орел: ЦНТИ. - 1999 - 3 с.
59. Лактионов К.С. Активность микроорганизмов-симбионтов у кроликов / К.С. Лактионов, А.С. Козлов // Кролиководство и звероводство. - М., 2000. №3.-С. 7-8.
60. Лактионов К.С. Изучение скорости прохождения различных кормов по пищеварительному тракту кролика (*Oryctolagus cuniculus*) / К.С. Лактионов//Зоологический журнал. - М., 2004. - Т. 83. - № 12. - С. 1526-1529.

61. Лактионов К.С. Физиология питания кроликов и пути повышения степени использования кормов. Монография / К.С. Лактионов / — Орел: Издательство Орел ГАУ. - 2007. - 164 с.
62. Лебедев П.Т. Методы исследования кормов, органов и тканей животных / П.Т. Лебедев, А.Т. Усович / - М.: Россельхозиздат. - 1969 - 476 с.
63. Лебедева М.Н. Современные аспекты нормы и патологии кишечной микрофлоры / М.Н. Лебедева, Г.И. Гончарова, Н.Н. Лизько // Микр., эпидем. и иммун. - 1974. № 9. - С. 36.
64. Леберганц ЯЗ. Потребность кроликов в энергопластических веществах / ЯЗ. Леберганц // Кролиководство и звероводство. — М., 1975. № 4. - С. 8-9.
65. Леберганц ЯЗ. О физиологической потребности кроликов в клетчатке / ЯЗ. Леберганц // Кролиководство и звероводство. - М., 1975. № 6. - С. 10-12.
66. Леонтьук С.В. Основные показатели пищеварения кроликов // Диссерт. - М., 1945 (цитируется по Калугину Ю.А., 1980).
67. Лифанов Н.М. Влияние типов кормления на некоторые процессы рубцового пищеварения и обмена веществ у растущих овец / Н.М. Лифанов // Сб. науч. работ аспирантов ВИЖ. — Дубровицы, 1970. - С. 17-18.
68. Макарова Г.В. Стимуляторы роста кроликов / Г.В. Макарова, Н.С. Русакова // Кролиководство и звероводство. - М., 1978. № 1. - С. 12.
69. Меркурьева Е.К. Биометрия в селекции и генетике сельскохозяйственных животных / Е.К. Меркурьева / — М.: Колос. - 1970.
70. Методы анализа пищеварительных ферментов (Методические указания). ВНИИФБиП. - Боровск, 1987 - 44 с.
71. Методы общей бактериологии. Т. 1. - М.: Мир. - 1983.
72. Морозова К.Н. Рост молодняка кроликов при скармливании гранулированных комбикормов с различным содержанием травяной муки / К.Н. Морозова // Сб. науч. трудов НИИПЗиК. - Т. 12. - 1973. - С. 66-73.

73. Морозова К.Н. Состав и калорийность привеса у кроликов на гранулированных кормах разного состава / К.Н. Морозова // Сб. науч. трудов НИИПЗиК. - Т. 14. - 1976. - С. 90-98.

74. Морозова К.Н. Обмен веществ энергии у растущих кроликов при кормлении гранулированными комбикормами разного состава / К.Н. Морозова // сб. науч. трудов НИИПЗиК. - Т. 17. - 1978. - С. 33-42.

75. Морозова К.Н. Добавки к рациону / К.Н. Морозова, Ю.Г. Анакина // Кролиководство и звероводство. - М., 1980. №2. - С. 22-23.

76. Морозова К.Н. Соломенная мука в рационе кроликов / К.Н. Морозова, Ю.А. Калугин // Сб. науч. трудов НИИПЗиК. - Т. 13. - 1974. - С. 109-117.

77. Наумова Е.И. Копрофагия у зайцеобразных и грызунов в свете микроскопического и гистохимического строения пищеварительного тракта / Е.И. Наумова // Зоол. журнал. - 1974. - Т. 53. - Вып. 12. - С. 1848-1855.

78. Наумова Е.И. Пути специализации пищеварительной системы потребляющих клетчатку млекопитающих (Rodentia, Lagomorpha) к обеспечению организма пищевым белком / Е.И. Наумова // Журн. общ. биол. - 1976. Т. 37.-№ 2.-С. 276-285.

79. Наумова Е.И. Функциональная морфология пищеварительной системы грызунов и зайцеобразных / Е.И. Наумова / - М.: Наука. - 1981 - 261 с.

80. Наумова Е.И. Стратегия утилизации волокнистой пищи грызунами / Е.И. Наумова, Г.К. Жарова, М.В. Холодова // ДАН. 336. - № 3.- 1994. - С. 425-427.

81. Наумова Е.И. Экспериментальное исследование скорости и динамики продвижения разных кормов по пищеварительному тракту большой песчанки / Е.И. Наумова, В.В. Кучерук // Известия РАН. - 1996. №6. - С. 716-724.

82. Николичева Т.А. Микрофлора и метаболические процессы в пищеварительном тракте птиц при различных условиях кормления / Т.А. Николи-

чева // Биохимия и животноводство: Сб. науч. труд. ВНИИФБиП. - Боровск, 1979. - Т. XXII. - С. 127-135.

83. Николичева Т.А. Влияние кормосмесей с БВК и гидролизными дрожжами на микрофлору пищеварительного тракта свиней / Т.А. Николичева // Кормовые дрожжи в рационах сельскохозяйственных животных: Сб. науч. труд. ВНИИФБиП. - Боровск, 1980. - Т. XXIII. - С. 82-91.

84. Нортроп Д. Кристаллические ферменты / Д. Нортроп, М. Кунитц, Р. Херриот / - М., 1950.

85. Озол А.Я. Переваривание углеводов в различных отделах тонкой кишки у цыплят / А.Я. Озол // Биохимия и физиология питания животных. - Рига: Знатнее. - 1972. - С. 75-83.

86. Огай В.О. Гранулы из рапса / В.О. Огай, А.Д. Богомолов // Кролиководство и звероводство. - М., 1987. № 1. - С. 15.

87. Павлова Т.Е. Пропионовокислые бактерии рубца и слепой кишки овец / Т.Е. Павлова // Бюлл. ВНИИФБиП. - Боровск, 1968. - Вып. 2. - № 6. - С. 69-73.

88. Патент 2172590 Российская Федерация, СИ 7А 23К 1/00, 1/14. Способ приготовления кормосмесей / К.С. Лактионов [и др.]; заявитель и патентообладатель Орловский государственный университет. - № 2000101730; заявл. 17.01.2000; опубл. 27.08.2001, бюл. № 24. - 4 с.

89. Помытко В.Н. Использование связывающих веществ при гранулировании полнорационных кормосмесей для кроликов / В.Н. Помытко, В.С. Александрова // Сб. науч. трудов НИИПЗиК. - 1976. - Т. 14. - С. 99-104.

90. Помытко В.Н. Соломенная мука — дополнительный источник корма / В.Н. Помытко, К.Н. Морозова, Ю.А. Калугин // Кролиководство и звероводство. - М., 1975. №5. - С. 25-26.

91. Помытко В.Н. Применение синтетического лизина в кормлении ремонтных самок кроликов / В.Н. Помытко, К.Н. Морозова, Е.А. Раззорова // Сб. науч. трудов НИИПЗиК. - 1976. - Т. 14. - С. 85-90.

92. Помытко В.Н. Синтетические аминокислоты в рационах кроликов / В. Н. Помытко, К.Н. Морозова, Е.А. Раззорова // Сб. науч. трудов НИИП-ЗиК. - 1978. - Т. 17.- С. 13-18.
93. Практикум по микробиологии / под ред. Н.С. Егорова /. — М.: Изд. Моск. ун-та. — 1976 - 307 с.
94. Пшеничный П.Д. О методах выращивания высокопродуктивного скота / П.Д. Пшеничный // Вопросы физиологии с.-х. животных. - М.: Изд. АН СССР. - 1957. - С. 112-117.
95. Проссер Л. Питание / Л. Проссер // Сравнительная физиология животных. - М.: Мир. - 1977. - Т. 1. - С. 241-284.
96. Раззорова Е.А. Потребность в питательных веществах / Е.А. Раззорова, К.Н. Морозова // Кролиководство и звероводство. - М., 1980. № 5. - С. 12-13.
97. Раззорова Е.А. На полнорационных гранулах / Е.А. Раззорова // Кролиководство и звероводство. - М., 1987. № 6. - С. 16.
98. Разумов М.И. Симбиоз ретикулярных клеток с *Bacterioides* в лимфоидных фолликулах кишечника кроликов / М.И. Разумов, В.Г. Геймберг // Архив патологии. - 1962. № 4. - С. 24.
99. Растимешина С.В. Уровень протеина в рационах растущих кроликов при введении синтетических аминокислот / С.В. Растимешина, Е.А. Раззорова // Сб. науч. тр. НИИПЗиК. - 1983. - Т. 29. - С. 128-133.
100. Ритце В. Разведение, кормление и содержание свиней / В. Ритце / - М.: Колос. - 1968.
101. Роуз Э. Химическая микробиология / Э. Роуз / - М.: Мир. - 1971 - 286 с.
102. Рютова В.П. Антибиотики в кролиководстве / В.П. Рютова, Л.Е. Гришина // Кролиководство и звероводство. - М., 1986. №4. - С. 4-5.
103. Самнер Д.Е. Химия ферментов и методы их исследования / Д.Е. Самнер, Г.Ф. Сомерс / - М.: Изд. ИЛМ. - 1948.

104. Самхаришвили М.Д. Корм для кроликов из кроличьего навоза / М.Д. Самхаришвили // Кормовые культуры. - М., 1990. № 6. - С. 42.
105. Синельников Е.И. Физиологическое значение червеобразного отростка у кролика / Е.И. Синельников // Труды Одесского гос. ун-та. - 1950. - Т. 3. - №2. - С. 33-39.
106. Синельников Е.И. Бактерицидное действие лимфоцитов, полученных из лимфы и лимфатических образований на бактериальную флору кишечника / Е.И. Синельников, К.Л. Ивкина, Л.А. Семенюк // Труды Одесского гос. ун-та. - 1953. - Вып. 6. - С. 177-191.
107. Синещев А.Д. Биологические основы повышения использования кормов / А.Д. Синещев // Животноводство. - 1965. № 7.
108. Сеницын А.П. Сравнительная роль экзо-1,4-р-глюкозидазы и целлюлазы при ферментативном гидролизе целлюлозы / А.П. Сеницын, А.А. Клесов // Биохимия. - М., 1981. - Т. 46. - С. 202-213.
109. Справочник по клиническим лабораторным методам исследования. - М.: Медицина. - 1975.
110. Спруж Я. Полнорационные рассыпные комбикорма с травяной мукой / Я. Спруж // Кролиководство и звероводство. - М., 1974. № 5. - С. 17-18.
111. Сысоев В.С. Приусадебное кролиководство / В.С. Сысоев / - М.: Росагропромиздат. - 1990. - 190 с.
112. Boley R.B. Cellulolytic bacteria and reingestion in the plights pocket gofer, *Geomys bursarius* / R.B. Boley, T.E. Kennerly / - 1969. - Vol. 50. - N 2. - P. 348-349.
113. Boni P. Establishment of the indigenous microbial flora of the intestines in the course of the evolution of vertebrates / P. Boni, P. Battaglini *Experientia*. - 1964. - Vol. 20. - N 9. - P. 504.

114. Bonnafous R. Variations in the density of microorganisms in the colon of the domestic rabbit / R. Bonnafous, P. Raynaud // *Experientia*. - 1970 - Vol. 26. - P. 52-53.
115. Boulahrouit A. Establishment, counts and identification of the fibrilytic microflora in the digestive tract of rabbit. Influence of feed cellulose content / A. Boulahrouit, G. Fonty, P. Gouet // *Current Microbiology*. - 1991. - Vol. 22. - P. 21-25.
116. Boyton L. The occurrence of a cellulose in the ship-worm. // *J. biol. chem.* - 1932 - Vol. 75. - P. 613 (MIT. no A.A. HMMMAHEIJKOMY, 1953).
117. Brenil C. Limitation of using the D-glucose oxidase peroxidase method for measuring glucose derived from lignocellulosic substrates / C. Brenil, J. N. Saddler // *Biotechnol.* - 1985. - Vol. 7. - N 3. - P. 1891-196.
118. Brown D.W. Distribution of *Butirivibrio fibrisolvens* in nature / D.W. Brown, W.E. Moore // *J. Dairy Sci.* - 1960. - Vol. 43. - P. 1570-1574.
119. Bryant M.P. *Bacteroides ruminicola* n. sp. and *Succinimonas amylolytica* the new genus and species. Species of succinic acid producing anaerobic bacteria of the bovine rumen / M.P. Bryant // *J. Bact.* - 1958. - Vol. 76. - N 1. - P. 15-23.
120. Bryant M.P. An improved non-selective culture medium for ruminal bacteria and its use in determining diurnal variation in numbers of bacteria in the rumen / M.P. Bryant, J.M. Robinson // *J. Dairy Sci.* - 1961. - Vol. 44. - N 8. - P. 1446-1456.